



**Estudio anatómico y ultraestructural comparado
de Pteridófitas (frondes) y Gimnospermas (hojas)
actuales y fósiles de la Formación Baqueró,
povincia de Santa Cruz, Argentina**

Villar de Seoane, Liliana Mónica

1995

Tesis Doctoral

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Universidad de Buenos Aires

www.digital.bl.fcen.uba.ar

Contacto: digital@bl.fcen.uba.ar

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Fuente / source:

Biblioteca Digital de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales - Universidad de Buenos Aires

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

Tema: Estudio anatómico y ultraestructural comparado de Pteridófitas (frondes) y Gimnospermas (hojas) actuales y fósiles de la Formación Baqueró, Provincia de Santa Cruz, Argentina.

Autora: LILIANA MONICA VILLAR DE SEOANE

Directores: Dra. ELENA ANCIBOR
Dr. SERGIO ARCHANGELSKY

Lugar de Trabajo: División Paleobotánica
Museo Argentino de Ciencias Naturales
"Bernardino Rivadavia"

Tesis presentada para optar por el título de Doctor en Ciencias Biológicas.

Buenos Aires

- 1995 -

112807

A RAFAEL

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar en primer lugar, mi más profundo agradecimiento a mis dos directores: Dra. Elena Ancibor y Dr. Sergio Archangelsky, quienes con su experiencia, conocimientos, valiosos consejos y apoyo permanente, guiaron este trabajo y mi formación profesional.

A mis compañeros de la División Paleobotánica del Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia": Srita. Hera Floris, Sr. Luis Lezama, Profs. Marta Caccavari y Elizabeth Domé, por el cariño mutuo y las horas compartidas a lo largo de todos estos años y en especial al Dr. Wolfgang Volkheimer, Jefe de la División y actual Director del Museo, por su constante apoyo y confianza.

A la Dra. Georgina Del Fueyo, por su amistad, sus sugerencias y la lectura crítica del manuscrito.

A las Dras. Betty Galati, Marilín Castro y a la Lic. Sonia Rosenfeld, por los conocimientos y el cariño brindados.

Al Dr. Elías De La Sota por sus interesantes comentarios sistemáticos sobre Pteridófitas y el material de Herbario que oportunamente me facilitó.

A la Dra. Mónica Ponce por orientarme en la búsqueda de material en el Herbario de Pteridófitas del Instituto Darwinion.

A la Sra. Isabel Farías por su invalorable asistencia técnica en los cortes ultradelgados que facilitaron mi labor con el microscopio electrónico de transmisión.

Al Sr. Angel Fusaro por el esmero y la dedicación puesta en el trabajo fotográfico.

Al Lic. Rafael Urrejola por su minuciosa labor con el microscopio electrónico de barrido del Servicio de Microscopía Electrónica de la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad de La Plata.

Al Ing. Luis Zimmermann por su dedicación como Instructor del microscopio electrónico de transmisión del Laboratorio Nacional de Investigación y Servicios de Microscopía Electrónica (LANAIS) de la Facultad de Medicina de la Universidad de Buenos

Aires.

A los integrantes de la Subcomisión de Doctorado del Departamento de Ciencias Biológicas de esta Facultad, Dr. Jorge Wright y Dra. Graciela Esnal por haber aconsejado mi admisión a la Carrera del Doctorado.

A mi querida familia por su permanente aliento y en especial a mi esposo, que tanto me apoyó desde siempre para que siguiera adelante con mi carrera y quien contribuyó con sus conocimientos a mi dominio de la tan necesaria computadora.

A las autoridades del Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia" por haberme facilitado un agradable lugar de trabajo y a sus bibliotecarias por la colaboración brindada en la búsqueda del material bibliográfico.

A las autoridades del Instituto Darwinion, por el uso de su Biblioteca y Herbario.

A las autoridades del Jardín Botánico de Buenos Aires, que permitieron la extracción del material actual estudiado.

A las autoridades de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires y a las del Museo de Ciencias Naturales de La Plata, por el uso de sus instalaciones.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) que me permitió desarrollar este trabajo conjuntamente con mis actividades técnicas.

Y a todas aquellas personas que de una u otra manera, contribuyeron al logro de esta meta, MUCHAS GRACIAS.

INDICE

CAPITULO 1

| | |
|-----------------------------|---|
| INTRODUCCION | 1 |
| REVISION BIBLIOGRAFICA | |
| Antecedentes fósiles | 5 |
| Antecedentes actuales | 7 |

CAPITULO 2

FORMACION BAQUERO

| | |
|--|----|
| Ubicación geográfica | 10 |
| Descripción geológica | 10 |
| Bajo Tigre | 13 |
| Bajo Grande | 13 |
| Taoflora de la Formación Baqueró | 14 |

CAPITULO 3

ESPECIES FOSILES

| | |
|--------------------|----|
| Introducción | 23 |
| Materiales | 24 |
| Métodos | 26 |

ESPECIES ACTUALES

| | |
|------------------|----|
| Materiales | 28 |
| Métodos | 30 |

| | |
|---|----|
| ABREVIATURAS UTILIZADAS EN EL TEXTO | 32 |
|---|----|

CAPITULO 4

DIVISION: PTERIDOPHYTA

ORDEN: FILICALES

Familia: CYATHEACEAE

MATERIAL FOSIL

| | |
|----------------------------|----|
| Género: CLADOPHLEBIS | 33 |
|----------------------------|----|

MATERIAL ACTUAL

| | |
|-----------------------|----|
| Género: CYATHEA | 37 |
|-----------------------|----|

| | |
|--------------------------|----|
| CUADRO COMPARATIVO | 39 |
|--------------------------|----|

Familia: DENNSTAEDTIACEAE

MATERIAL FOSIL

| | |
|---------------------------|----|
| Género CLADOPHLEBIS | 41 |
|---------------------------|----|

MATERIAL ACTUAL

| | |
|--------------------------|----|
| Género: MICROLEPIA | 43 |
|--------------------------|----|

| | |
|--------------------------|----|
| CUADRO COMPARATIVO | 46 |
|--------------------------|----|

| | |
|-----------------------------------|----|
| Observación con MET: PTERIS | 47 |
|-----------------------------------|----|

| | |
|---|----|
| Comparaciones Interespecíficas de las especies pertenecientes a CLADOPHLEBIS | 49 |
|---|----|

| | |
|-------------------------------|----|
| CONSIDERACIONES FINALES | 50 |
|-------------------------------|----|

CAPITULO 5

DIVISION: PTERIDOSPERMOPHYTA

| | |
|---------------------------------|----|
| ORDEN: PTERIDOSPERMALES ? | 52 |
|---------------------------------|----|

| | |
|----------------------------|----|
| Género: MESOSINGERIA | 53 |
|----------------------------|----|

| | |
|----------------------------|----|
| CUADRO DE CARACTERES | 57 |
|----------------------------|----|

| | |
|--------------------------------------|----|
| Comparaciones Interespecíficas | 58 |
|--------------------------------------|----|

| | |
|-------------------------------|----|
| CONSIDERACIONES FINALES | 59 |
|-------------------------------|----|

CAPITULO 6

DIVISION: PTERIDOSPERMOPHYTA

| | |
|--------------------------|----|
| ORDEN: CAYTONIALES | 61 |
|--------------------------|----|

| | |
|--------------------------|----|
| Género: RUFLORINIA | 62 |
|--------------------------|----|

| | |
|----------------------------|----|
| CUADRO DE CARACTERES | 65 |
|----------------------------|----|

| | |
|--------------------------------------|----|
| Comparaciones Interespecíficas | 66 |
|--------------------------------------|----|

| | |
|-------------------------------|----|
| CONSIDERACIONES FINALES | 67 |
|-------------------------------|----|

CAPITULO 7

DIVISION: CYCADOPHYTA

ORDEN: CYCADALES

Familia: ZAMIACEAE

MATERIAL FOSIL

| | |
|----------------------|----|
| Género: SUERIA | 68 |
|----------------------|----|

| | |
|--------------------------------------|----|
| Comparaciones Interespecíficas | 71 |
|--------------------------------------|----|

MATERIAL ACTUAL

| | |
|-----------------------------|----|
| Género: ENCEPHALARTOS | 72 |
|-----------------------------|----|

| | |
|-------------------------------|----|
| CUADRO COMPARATIVO | 75 |
| CONSIDERACIONES FINALES | 76 |

CAPITULO 8

DIVISION: CYCADOPHYTA

| | |
|--------------------------------------|----|
| ORDEN: BENNETTITALES | 78 |
| Género: OTOZAMITES | 79 |
| CUADRO DE CARACTERES | 83 |
| Comparaciones Interespecíficas | 84 |
| CONSIDERACIONES FINALES | 85 |

CAPITULO 9

DIVISION: GINKGOPHYTA

ORDEN: GINKGOALES

MATERIAL FOSIL

Familia: KARKENIACEAE

| | |
|--------------------------------------|----|
| Género: KARKENIA | 87 |
| Género: GINKGOITES | 88 |
| Comparaciones Interespecíficas | 91 |

MATERIAL ACTUAL

Familia: GINKGOACEAE

| | |
|-------------------------------|----|
| Género: GINKGO | 92 |
| CUADRO COMPARATIVO | 95 |
| CONSIDERACIONES FINALES | 96 |

CAPITULO 10

DIVISION: CONIFEROPHYTA

ORDEN: CONIFERALES

MATERIALES FOSILES

Familia: CHEIROLEPIDIACEAE

| | |
|--------------------------------------|-----|
| Género: TOMAXELLIA | 98 |
| Comparaciones Interespecíficas | 101 |

Familia: TAXODIACEAE

| | |
|--------------------------------------|-----|
| Género: ATHROTAXIS | 102 |
| Comparaciones Interespecíficas | 106 |

MATERIALES ACTUALES

Familia: TAXODIACEAE

Género: SEQUOIA 107

Género: TAXODIUM 110

CUADROS COMPARATIVOS 113

CONSIDERACIONES FINALES 115

CAPITULO 11

DISCUSION

Aspectos morfológicos y anatómicos 117

Aspectos ultraestructurales 125

CAPITULO 12

CONSIDERACIONES PALEOECOLOGICAS 128

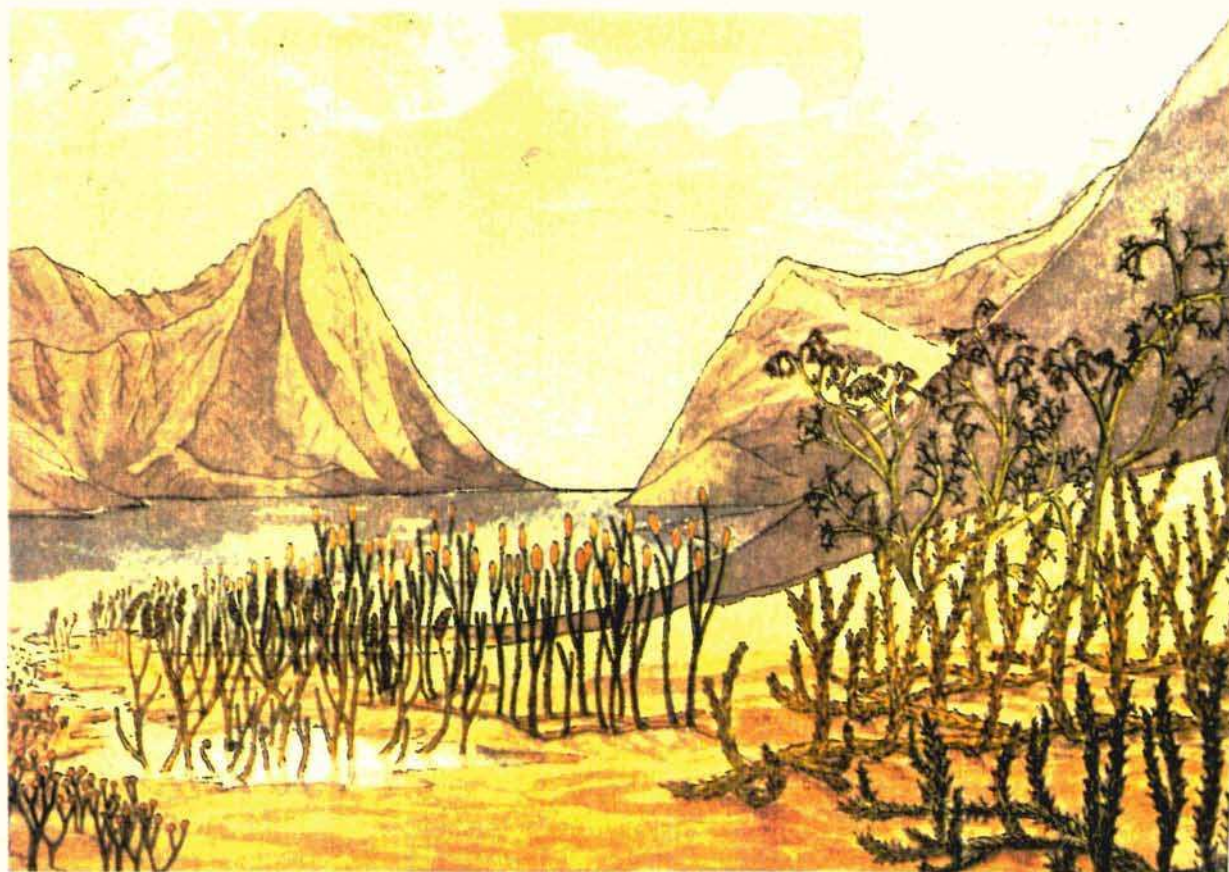
CAPITULO 13

CONCLUSIONES 137

BIBLIOGRAFIA 141

CAPITULO 1

INTRODUCCION



CAPITULO 1

Introducción

La vida comenzó hace unos 4.700 millones de años, durante el período Precámbrico (Bowring *et al.*, 1989), cuando la Tierra no tenía la conformación que presenta en la actualidad. Básicamente, estaba constituida por varias masas continentales, entre las que podemos mencionar a Laurentia y Báltica, en un hemisferio y Gondwana en el hemisferio opuesto, rodeadas por grandes mares. (Van der Voo, 1993).

Hace alrededor de 470 millones de años, durante el Cámbrico Superior, cuando Laurentia estaba localizada sobre el Ecuador, y Báltica y Gondwana próximas a él (Van der Voo, *op. cit.*), aparecieron los primeros colonizadores de tierra firme. Según Graham (1993) estos colonizadores estuvieron representados por ancestros algales pertenecientes a la clase Charophyceae, que se caracterizaron por ser organismos unicelulares biflagelados, que tenían plástidos con clorofila a y b, se reproducían asexualmente, desarrollaban procesos mitóticos y vivían en aguas poco profundas.

Las Briófitas y las Pteridófitas se originaron en el Paleozoico Inferior, hace unos 440 millones de años y ocuparon distintos ambientes (Taylor y Taylor, 1993).

Las Briófitas se desarrollan fundamentalmente en medios acuáticos o muy húmedos. Los primeros registros de sus esporas datan del Silúrico Inferior, época que tuvo un clima uniformemente templado (Gray, 1985).

Las primeras esporas de Helechos y granos de polen de Gimnospermas (prepolen), fueron encontrados en sedimentos del Devónico (Traverse, 1988), período de importantes contrastes climáticos, con fuertes lluvias que provocaron grandes inundaciones, seguidas por intervalos de gran aridez. Las Pteridófitas son cosmopolitas, viven en distintos tipos de

ambientes, desde secos a húmedos y con climas cálidos a fríos (Tryon y Tryon, 1982).

La mayoría de las Gimnospermas aparecieron en el Paleozoico Superior y ocuparon diferentes nichos ecológicos dejando un extenso registro palinológico. A fines del Devónico se producen nuevos cambios climáticos, que durante el Carbonífero dan origen a un clima cálido y húmedo, con grandes inundaciones y formación de pantanos en la Franja Ecuatorial, ambientes propicios para el desarrollo de los vegetales. A fines del Carbonífero, el clima se torna más frío y seco, originándose una fuerte glaciación que ocupa gran parte del Continente de Gondwana. En esa época se registra el advenimiento de las primeras Cycadales, Bennettitales y Ginkgoales. Las Caytoniales aparecen a fines del Triásico cuando se originan las primeras sabanas (Traverse, op. cit.). (Cuadro Nº 1).

El dominio de las Gimnospermas comenzó a declinar a fines del Mesozoico, debido a importantes cambios climáticos que dieron origen a la formación de nuevos nichos ecológicos. Durante el Terciario la temperatura comenzó a descender gradualmente, pasando de 20º C a principios del Paleoceno a 5º C a fines del Plioceno (Traverse, op. cit.). Estos nuevos ambientes, a partir del Cretácico Inferior, fueron ocupados por las Angiospermas, cuya gran adaptabilidad les permitió ejercer el dominio de la superficie terrestre hasta la actualidad. Es en esa época (Cretácico Inferior), que se desarrolla una variada flora en la Patagonia cuyos testimonios han sido hallados en una formación sedimentaria - volcanoclástica denominada Formación Baqueró. En ella se preservaron vegetales de diferentes grupos (Algas, Hongos, Briófitas, Pteridófitas, Gimnospermas y Angiospermas), los que fosilizaron de distintas maneras (improntas, moldes, compresiones y momificaciones).

El objetivo del presente trabajo es realizar un estudio comparado entre plantas fósiles de la Formación Baqueró y especies actuales pertenecientes a un mismo Orden, analizando la variación de sus caracteres epidérmicos a través del tiempo.

Este análisis epidérmico aporta nuevos parámetros que pueden ser utilizados para esclarecer las relaciones existentes entre los grupos fósiles y los representantes actuales de Pteridófitas y Gimnospermas.

Por otra parte, el análisis de las epidermis fósiles permite incrementar con sus datos, el conocimiento de los paleoambientes que existieron en la Patagonia durante el Cretácico Inferior.

Para dicho estudio, se tomaron como base las frondes y hojas de nueve especies pertenecientes a siete Ordenes hallados en dos localidades de la Formación Baqueró de la provincia de Santa Cruz.

La Formación Baqueró es uno de los yacimientos más importantes del planeta, por la riqueza y variedad que posee en improntas y momificaciones de restos vegetales, hecho que permitió definir una taoflora muy diversa, representada por mega y microfósiles de diferentes taxones.

Los fósiles estudiados en este trabajo, se agrupan en los siguientes Ordenes, siguiendo la clasificación de Taylor y Taylor (1993):

- | | |
|-------------------------------|----------------------------|
| - División Pteridophyta | - Orden Filicales |
| - División Pteridospermophyta | - Orden Pteridospermales ? |
| | - Orden Caytoniales |
| - División Cycadophyta | - Orden Cycadales |
| | - Orden Bennettitales |
| - División Ginkgophyta | - Orden Ginkgoales |
| - División Coniferophyta | - Orden Coniferales |

Como los órdenes Pteridospermales, Caytoniales y Bennettitales se hallan extinguidos, la comparación con especies actuales se restringió a representantes de los órdenes Filicales, Cycadales, Ginkgoales y Coniferales.

Las Pteridófitas poseen una epidermis muy delicada que generalmente no se preserva con el transcurso del tiempo geológico, quedando de sus frondes, solamente las improntas. Los

esporangios y las esporas en cambio, si se preservan y su aporte taxonómico es muy importante. Atendiendo a la falta de epidermis como elemento de comparación, se decidió estudiar detalladamente los esporangios y las esporas en este grupo solamente.










Las Gimnospermas en cambio, presentan con frecuencia sus cutículas momificadas, por lo cual se pudo realizar un exhaustivo estudio de las mismas utilizando microscopía electrónica de barrido y transmisión.

De las nueve especies elegidas para realizar este estudio comparativo, cuatro de ellas (Cladophlebis tripinnata, Ginkgoites tigrensis, Athrotaxis ungeri y Tomaxellia biforme) fueron descritas por primera vez por Archangelsky (1963, 1965 y 1966) utilizando microscopía óptica. En el presente trabajo, se amplían las descripciones realizadas sobre estas especies, con los nuevos datos que aportaron los estudios de microscopía electrónica.

Además, se describen cinco nuevas especies (Cladophlebis cyathifolia, Mesosingeria parva, Ruflorinia papillosa, Otozamites ornatus y Sueria elegans), correspondientes a cinco Ordenes fósiles diferentes.

Las especies actuales elegidas para efectuar el estudio comparado, fueron seleccionadas siguiendo un criterio de parentesco y semejanza morfológica, tanto mega como microscópica; para el mismo, se analizaron las frondes de Cyathea fuliginosa, Microlepia strigosa y Pteris sp. (orden Filicales) para el grupo de las Pteridófitas; y las hojas de Encephalartos lehmannii (orden Cycadales), Ginkgo biloba (orden Ginkgoales), Sequoia sempervirens y Taxodium mucronatum (orden Coniferales) para el grupo de las Gimnospermas.

En la bibliografía consultada para las especies actuales, Tryon y Tryon (1982), Holloway (1982), Johnson y Wilson (1990), no se encontraron antecedentes de estudios anatómicos foliares realizados con microscopía electrónica de transmisión en las especies citadas, por lo que este trabajo aportaría nuevos datos epidérmicos ultraestructurales aplicables a la taxonomía de estas especies.

| Períodos | Épocas | Edad Ma. | Briófitas | Pteridófitas | Pteridospermales | Caytoniales | Cycadales | Bennettitales | Ginkgoales | Coniferales |
|-------------|-------------------------------|----------|---|--|---|---|---|---|---|---|
| Pleistogeno | Holoceno | 0.01 | ▲ | ▲ | | | ▲ | | ▲ | ▲ |
| | Pleistoceno | 1.6 | | | | | | | | |
| Neogeno | Plioceno | 5.3 | | | | | | | | |
| | Mioceno | 23.7 | | | | | | | | |
| Paleogeno | Oligoceno | 36.6 | | | | | | | | |
| | Eoceno | 57.8 | | | | | | | | |
| | Paleoceno | 66.4 | | | | | | | | |
| Cretácico | Superior Medio Inferior | 144 | Fm. Baqueró | | | | | | | |
| Jurásico | Superior Medio Inferior | 208 | | | |  | | | | |
| Triásico | Superior Medio Inferior | 245 | | | | | | | | |
| Pérmico | Superior Medio Inferior | 286 | | | | |  |  |  |  |
| Carbonífero | Superior Medio Inferior | 360 | |  | | | | | | |
| Devónico | Superior Medio Inferior | 408 | |  |  | | | | | |
| Silúrico | Superior Medio Inferior | 438 |  | | | | | | | |
| Ordovícico | Superior Medio Inferior | 505 | | | | | | | | |
| Cámbrico | Superior Medio Inferior | 570 | | | | | | | | |
| Precámbrico | | 4700 | | | | | | | | |

Cuadro Nº 1: Aparición y extinción de Briófitas, Pteridófitas y Gimnospermas. Escala Geológica según Palmer (1983).

Revisión Bibliográfica

ANTECEDENTES FOSILES

La bibliografía existente sobre Pteridófitas y Gimnospermas fósiles es muy amplia. Por tal motivo, la revisión solamente se limitó a los trabajos efectuados sobre las especies halladas en los estratos baqueroenses.

Los primeros fósiles vegetales de la Formación Baqueró fueron dados a conocer por Berry (1924), quien describió improntas de Gleichenia argentinica y Nilssonia clarki.

Posteriormente, Feruglio (1937, 1951) analizó nuevas improntas de la misma unidad, entre ellas podemos citar las pertenecientes al género Hausmannia con tres especies, H. de ferrariisi Feruglio, H. papilio Feruglio y H. patagonica Feruglio; Cladophlebis patagonica Freng. y Cladophlebis cf. browniana (Dunker) Sew.; Gleichenites cf. san - martini Halle y Gleichenites argentinica Berry; Sphenopteris aff. fittoni Sew. y Sphenopteris patagonica Halle; Ruffordia goepperti (Dunker) Sew., Pachypteris patagonica Feruglio, Nilssonia clarki Berry, Araucaria grandifolia Feruglio y Podocarpus palissyafolia (Berry) Florin.

Herbst (1960) enmendó la especie Hausmannia (Protorhipis) papilio Feruglio con el estudio de improntas halladas en nuevos estratos baqueroenses.

Archangelsky (1963, 1964, 1965 y 1966), realizó un estudio al microscopio óptico de cutículas y estructuras reproductivas, tanto de Pteridófitas como de Gimnospermas.

Improntas del orden Filicales fueron estudiadas por Herbst (1962, 1966, 1971 y 1978) con especial interés en la familia Gleicheniaceae (1962). Posteriormente, el mismo autor hizo una revisión muy completa para Argentina del género Cladophlebis (1971). Archangelsky (1963, 1964) realizó varios trabajos sobre el mismo, creando en 1963, la especie Cladophlebis tripinnata en base a improntas de sus frondes.

Representantes del orden Pteridospermales fueron descriptos por Archangelsky (1963), quien creó para Argentina el género Mesosingeria con cinco especies: M. coriacea, M. herbstii, M. mucronata, M. obtusa y M. striata.

Las Caytoniales también fueron estudiadas por Archangelsky (1963), quien creó el género Ruflorinia describiendo dos especies: R. sierra (1963) y R. pilifera (1964). Además, Ruflorinia sierra fue estudiada con microscopía electrónica de barrido y transmisión por Taylor y Archangelsky (1985), junto con su fructificación femenina Ktalenia circularis.

Distintos taxones del orden Bennettitales fueron estudiados por Menéndez (1966), quien describió diferentes especies pertenecientes a los géneros Otozamites, Dictyozamites, Ptilophyllum, Pterophyllum, Zamites, Cycadolepis y Williamsonia. Posteriormente, Archangelsky y Baldoni (1972) realizaron una revisión del Orden agregando nuevas especies.

Algunas Cycadales fueron estudiadas por Menéndez (1965), quien creó para nuestro país, el género Sueria con una única especie (S. rectinervis), al describir con microscopía óptica, restos de cutículas halladas en el Anfiteatro de Ticó (Formación Baqueró). Posteriormente, Artabe (1994) realizó una revisión de la especie con microscopía electrónica de barrido. Otras Cycadales referidas a los géneros Ticoa con tres especies (T. lamellata, T. harrisii y T. magnipinnulata) y Almargemia con una especie (A. incrassata) fueron dadas a conocer por Archangelsky (1963, 1965).

También, se realizaron estudios de microscopía electrónica de transmisión en cutículas foliares de Mesodescolea plicata (Artabe y Archangelsky, 1992) y Pseudecten ornata (A. Archangelsky et al., 1995).

El orden Ginkgoales, representado por el género Ginkgoites, con dos nuevas especies G. tigrensis y G. ticoensis fue descripto por Archangelsky (1965) en base a estudios de microscopía óptica de cutículas de hojas. En 1989 W. Taylor et al. realizaron un estudio comparado con microscopía electrónica

de transmisión, sobre cutículas de Ginkgoites tigrensis, Karinopteris (Pteridosperma del hemisferio norte) y Ginkgo biloba.

El orden Coniferales comprende una gran variedad de géneros fósiles descritos y reunidos en distintas familias (Cheirolepidiaceae, Taxodiaceae, Podocarpaceae y Araucariaceae) para la Formación Baqueró. Archangelsky (1963) creó el género Tomaxellia con dos especies, T. degiustoi (1963) y T. biforme (1966) ; en cambio, la especie Athrotaxis ungeri, creada por Halle en 1913 para describir floras mesozoicas de Patagonia y Tierra del Fuego, fue hallada en la Formación Baqueró y estudiada con microscopía óptica por Archangelsky (1963).

El primer antecedente de estudios de cutículas fósiles utilizando microscopía electrónica de barrido y transmisión, data de 1986, cuando Archangelsky et al. analizaron fragmentos cuticulares de Ticoa harrisii, basándose en los estudios ultraestructurales realizados por Holloway en 1982.

Con posterioridad, se efectuaron diferentes estudios aplicando las mismas técnicas sobre cutículas fósiles de las coníferas Tarphyderma glabra (Archangelsky y Taylor, 1986), Squamastrobis tigrensis (Archangelsky y Del Fueyo, 1989), Morenoa fertilis (Del Fueyo et al., 1990), Nothofagus brevis (Del Fueyo, 1991).

ANTECEDENTES ACTUALES

El orden Filicales fue estudiado por Bower (1922) con descripciones generales a nivel de microscopía óptica. La ecología y relaciones ambientales entre las especies fueron analizadas por Tryon y Tryon (1982), quienes describieron megascópicamente entre otras a las especies Cyathea fuliginosa y Microlepia strigosa. La palinología de estas especies fue estudiada por Tryon y Lugardon (1991) con microscopía electrónica de barrido.

Sobre las Gimnospermas existe una extensa bibliografía, Coulter y Chamberlain (1917), Chamberlain (1965), Sporne (1965), Napp-Zinn (1966), con descripciones generales de los representantes de los diferentes géneros.

El orden Cycadales fue estudiado por Pant y Nautiyal (1963), Giddy (1984), Stevenson (1990) y Jones (1993). La anatomía foliar de la familia Zamiaceae fue estudiada por Florin (1931, 1933) y el desarrollo de las hojas de Zamia por Johnson en 1943.

Los órdenes Ginkgoales y Coniferales fueron estudiados por Page (1990). Krüssmann (1985) estudió la anatomía de la especie Ginkgo biloba y de las Coniferales, relacionada con su medio ambiente. Kausik y Bhattacharya (1977) estudiaron la anatomía foliar de las Coniferales y Taxales. De Laubenfels (1953) estudió la morfología de las hojas de las Coníferas; Florin (1931) realizó el estudio de los cortes transversales de las epidermis foliares de las especies Sequoia sempervirens, Taxodium distichum y del género Athrotaxis en sus tres especies (A. selaginoides, A. laxifolia y A. cupressoides), analizando con microscopía óptica las estructuras estomáticas en cada caso; y Cross (1940) analizó el desarrollo de las hojas en Taxodium distichum.

Alvin y Boulter (1974) hicieron microscopía electrónica de barrido en hojas de varias Taxodiáceas para analizar la reacción de las mismas a diferentes tratamientos químicos, con variación de la concentración de los reactivos y la temperatura.

Walles et al. (1973) analizaron con microscopía electrónica de transmisión, la ultraestructura de las hojas de la especie Pinus silvestris.

Carde (1978) estudió las hojas de la especie Pinus pinaster con microscopía electrónica de transmisión.

Stockey y Taylor (1981) estudiaron la estructura cuticular de las hojas del género Agathis con microscopía electrónica de barrido.

Stockey (1994) realizó el estudio cuticular de la familia Araucariaceae, también con microscopía electrónica de barrido.

Del Fueyo (1992) estudió las cutículas de los representantes

argentinos del género Podocarpus con microscopía electrónica de barrido y transmisión.

La composición de las membranas cuticulares fue analizada por Lyshede (1982) y Holloway (1982). Este último autor realiza descripciones detalladas de membranas cuticulares de diferentes especies de Gimnospermas y Angiospermas con microscopía electrónica de transmisión.

La química y morfología de las ceras epicuticulares fue estudiada por Baker (1982), utilizando microscopía electrónica de barrido para la parte morfológica.

Stevenson, D. y Artabe, A. (1995) realizaron un análisis cladístico con especies fósiles y actuales pertenecientes al orden Cycadales.

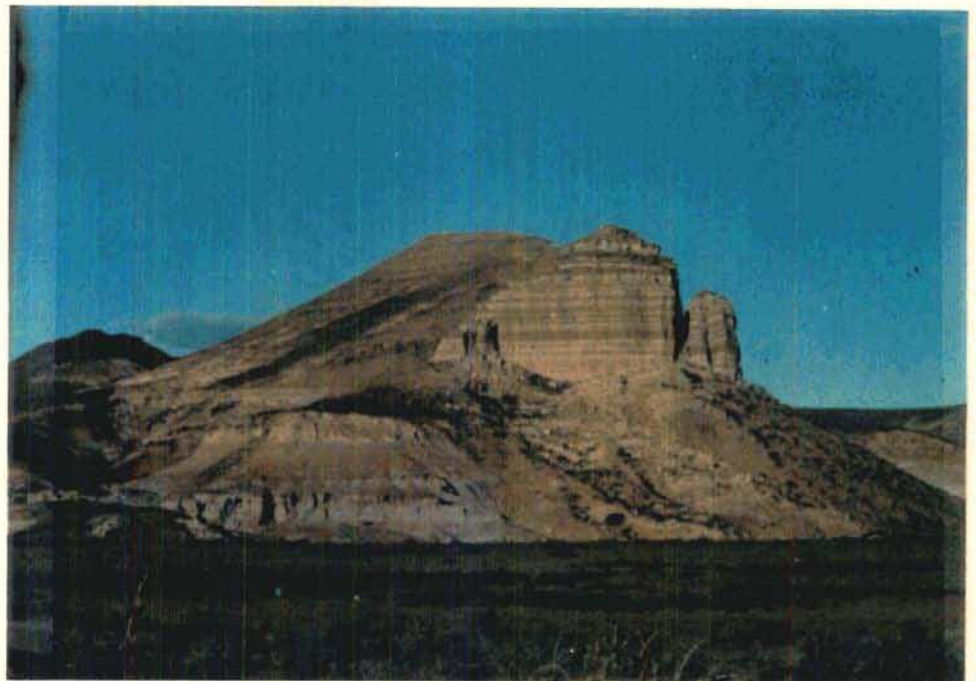
Los únicos antecedentes de un estudio morfológico y anatómico comparado entre especies fósiles y actuales de Argentina utilizando microscopía electrónica de barrido y transmisión, son los realizados por Del Fueyo (1992) en conos y hojas de representantes de la familia Podocarpaceae; y Artabe y Archangelsky (1992) en cutículas de Cycadales.

El estudio comparado desarrollado en el presente trabajo, contribuirá a mejorar los conocimientos morfológicos y anatómicos de las estructuras foliares pertenecientes a los grupos que durante el Cretácico Inferior, formaron las comunidades vegetales que caracterizaron a nuestra Patagonia.

CAPITULO 2

FORMACION

BAQUERO



CAPITULO 2

Formación Baqueró

UBICACION GEOGRAFICA

La Formación Baqueró aflora sin interrupciones en el piso de una amplia depresión ubicada al sur del río Deseado, en un área comprendida entre los paralelos 47° - 49° y los meridianos 68° - 69° 30', en la Provincia de Santa Cruz. En toda esta área se destacan pequeñas elevaciones saltuarias de rocas piroclásticas de tonalidades rosadas a rojizas, duras, a menudo fuertemente inclinadas, sobre las cuales se apoyan los sedimentos fosilíferos de esta Formación (Mapa Nº 1).

DESCRIPCION GEOLOGICA

Los primeros restos fósiles de la Formación Baqueró fueron hallados hace unos sesenta y cinco años. Se trataba de improntas vegetales, fundamentalmente de helechos procedentes de las localidades Sierra Cuadrada y Meseta Baqueró (Berry, 1924, 1926 y Feruglio, 1937). Dos décadas después, Stipanovic y Reig (1955, 1957) presentaron un perfil de la localidad Punta del Barco acompañado de una somera descripción litológica. Varias descripciones de improntas vegetales y el nombre de Piso Baqueroense era todo el material existente hasta 1963, año en que Archangelsky decide realizar una prospección paleontológica de la zona, apoyado en observaciones geológicas regionales y la delimitación temporal de los depósitos en base a los restos fósiles. Es así como, luego de cuatro años de campañas y estudios se define a esta unidad litoestratigráfica como Formación Baqueró (Archangelsky, 1967).

La edad de esta Formación fue establecida sobre la base de

estudios paleobotánicos y palinológicos, en el Cretácico Inferior (Barremiano tardío - Aptiano temprano), con una antigüedad aproximada de 120 millones de años. En escala regional y dada su importante distribución areal, se propuso el término de edad (o piso) Baqueroense (Archangelsky, 1967) con alcance regional dentro de la Provincia.

Los depósitos sedimentarios son principalmente volcanoclásticos (tobas) pardo-amarillentos, con variada participación de pelitas organógenas de colores más oscuros.

La Formación Baqueró se apoya con neta relación de discordancia angular sobre sedimentitas compactas de la Formación La Matilde (Jurásico Medio a Superior), o bien, sobre la Formación Bajo Grande (Jurásico Superior - Cretácico Inferior, Hechem y Homovc, 1987). Estas Formaciones se diferencian de la Formación Baqueró por la angularidad de sus estratos. Las sedimentitas de la Formación La Matilde se presentan siempre con inclinaciones superiores a los 10°, mientras que los estratos de la Formación Baqueró yacen siempre subhorizontales. Esta subhorizontalidad indica que las sedimentitas no sufrieron disturbios tectónicos importantes, como pliegues, fallas o fracturas. Además, la compacidad de los sedimentos puede ser índice de diferenciación entre ambas unidades, siendo más friables las sedimentitas baqueroenses y más litificadas las matildenses.

La Formación La Matilde constituye el grueso de los afloramientos en el área de estudio y en general, predomina sobre los sedimentos de la Formación Baqueró.

La Formación Baqueró es de origen netamente continental, con un espesor que no sobrepasa los 100 metros, lo cual sugiere que el alcance cronológico de la depositación sedimentaria fue relativamente breve.

En las sedimentitas baqueroenses fueron distinguidas dos secciones: Miembro Inferior y Miembro Superior (Archangelsky, 1967). Hechem y Homovc (1987) sugirieron separar el Miembro Inferior del Miembro Superior mediante una discordancia que

abarcaría gran parte del Cretácico Superior y la parte alta del Cretácico Inferior (Albiano).

El Miembro Inferior varía en espesor y hasta puede faltar en algunos perfiles, mientras que el Miembro Superior suele ser uniforme y estar presente en casi todos ellos. La coloración es un rasgo que permite diferenciar ambos Miembros; el Inferior posee colores grisáceos, violáceos y pardos, sin bandeamiento de colores; mientras que el Superior posee un bandeamiento entre dos colores predominantes que son el amarillo-blancuzco y el pardo-rojizo.

La composición paleoflorística en ambos Miembros suele ser similar, no así su estado de preservación. En el Miembro Superior, los vegetales fósiles están conservados como impresiones cubiertas de una pátina de óxido de color amarillento - rojizo, y suelen disponerse irregularmente en el sedimento, lo que indica que fueron sepultados rápidamente en mucho volumen de sedimento. En cambio, en el Miembro Inferior encontramos momificaciones, o sea, restos vegetales con tejido original preservado.

En la Formación Baqueró se han reconocido hasta el momento nueve áreas fosilíferas (Mapa Nº 2):

1. Minas de Caolín (Zona Sierra Cuadrada y Minera Piedra Grande)
2. Zona de Punta del Barco (Meseta Baqueró)
3. Zona del Anfiteatro de Ticó
4. Zona de la Estancia Bajo Tigre
5. Zona al sur del Cerro Tres Tetas
6. Zona de la Estancia Las Mercedes
7. Zona de la Estancia Bajo Grande
8. Zona del Bajo Madre e Hija
9. Zona al noroeste de la Estancia Los Manantiales

Las sedimentitas baqueroenses mejor desarrolladas se encuentran en las siguientes localidades: Anfiteatro de Ticó,

Bajo Grande, Bajo Tigre, Meseta Baqueró y Minas de Caolín poseyendo abundante material plantífero momificado. El material aquí analizado pertenece a las localidades de Bajo Tigre y Bajo Grande, distantes unos 60 km. entre sí (Mapa Nº 2).

BAJO TIGRE

El Miembro Inferior de la Formación Baqueró está bien desarrollado y es en la zona de contacto con el Miembro Superior donde se hallan las mejores lentes fosilíferas.

El Miembro Superior se presenta en los perfiles en cortes casi verticales, compuestos por tobas cineríticas macizas, mientras que el Miembro Inferior es mucho más friable, parcialmente arcilítico y suele estar tapado por detritos. Los estratos de ambos Miembros de esta unidad formacional se presentan subhorizontales, habiendo, en algunos sectores, evidencias de canales fluviales de escasa profundidad. Los niveles fosilíferos están compuestos por sedimentitas de grano muy fino (arcilitas). Ello, sumado al hecho de que la oxidación de los estratos, luego de su depositación, no fue muy intensa, ha permitido una excelente preservación de los restos vegetales (Archangelsky, 1967).

Los niveles fosilíferos que fueron reconocidos en Bajo Tigre (BT), han sido denominados teniendo en cuenta los taxones dominantes en cada uno: BTT (Trisacocladus), BTC (Cladophlebis) (Lám. 1, fig. d), BTG (Ginkgoites) (Lám. 1, fig. c), BTP (Ptilophyllum), BTO (Otozamites) (Lám. 1, fig. b), BTA (Araucarites) y BTA (Angiospermas-Apterocladus).

BAJO GRANDE

El Miembro Superior de la Formación Baqueró no ha brindado fósiles y se destacan por su coloración amarillenta con bandas ocráceas.

En el Miembro Inferior, los restos vegetales se hallan momificados, característica que evidencia un rápido soterramiento que no permitió la oxidación de los tejidos. Los estratos de este Miembro presentan una extensión lateral considerable, no correspondiendo a lechos de cauces fluviales fósiles sino que integran un ambiente de cubeta sedimentaria. También el contenido carbonoso de las hojas es mayor, aunque las cutículas epidérmicas están muy bien preservadas. Los niveles fosilíferos están compuestos por sedimentitas de grano muy fino (arcilitas), finamente laminadas, de origen posiblemente lacustre (Archangelsky, 1967). (Lám. 1, fig. a).

TAFOFLORA DE LA FORMACION BAQUERO

En esta Formación se ha encontrado una tafoflora muy variada. A continuación se nombran todos los restos y órganos vegetales, tanto mega como microscópicos, hallados hasta el momento, indicando con un asterisco (*) aquellos que han sido estudiados y comparados con especies actuales a lo largo de esta tesis. En este trabajo, el grupo de las Briófitas no ha sido estudiado, pues no se han encontrado restos cuticulares o improntas de sus frondes, mientras que, sus esporas han sido descritas con anterioridad (Archangelsky y Seoane, en prensa).

DIVISION: HEPATOPHYTA

- Microsporas: - *Aequitriradites baculatus* Doring
- *Aequitriradites spinulosus* (Cookson et Dettmann)
Cookson et Dettmann
- *Aequitriradites verrucosus* (Cookson et Dettmann)
Cookson et Dettmann
- *Coptospora foveolata* Archang. et Seoane
- *Naiaditaspora gemmata* Archang. et Seoane

- Rouseisporites reticulatus Pocock
- Staplinisporites caminus (Balme) Pocock

DIVISION: ANTHOCERATOPHYTA

- Microsporas: - Espora Tipo A
- Foraminisporis asymmetricus (Cookson et Dettmann) Dettmann
- Foraminisporis dailyi (Cookson et Dettmann) Dettmann
- Stoverisporites lunaris (Cookson et Dettmann) Norvick et Burger

BRIOFITAS DE UBICACION INCIERTA

- Microsporas: - Chomotriletes minor (Kedves) Pocock
- Espora Tipo B

DIVISION: SPHENOPHYTA

ORDEN: EQUISETALES

- Tallos: - Equisetites sp.

DIVISION: PTERIDOPHYTA

ORDEN: FILICALES

- Frondes: - Baqueroites padulae Herbst
- "Cladophlebis" cyathifolia Seoane (*)
- Cladophlebis haiburnensis var. rectimarginata

Herbst

- *Cladophlebis patagonica* Frenguelli
- "*Cladophlebis*" *tripinnata* (Archang.) Seoane(*)
- *Cladophlebis* sp.
- *Gleichenites argentinica* (Berry) Herbst
- *Gleichenites feruglioi* Herbst
- *Gleichenites san - martinii* (Halle) Herbst
- *Gleichenites vegagrandis* Herbst

- Megasporas:
 - *Auriculozonospora spongiosa* Archang. et Seoane
 - *Bacutriletes guttula* Archang. et Seoane
 - *Bacutriletes triangulatus* Taylor et Taylor
 - *Bacutriletes* sp. A.
 - *Cabochochonicus carbunculus* (Dijkstra) Batten et Ferguson
 - *Erlansonisporites sparassis* (Murray) Potonié
 - *Horstisporites iridodea* Taylor et Taylor
 - *Horstisporites feruglioi* Archangelsky
 - *Hughesisporites patagonicus* Archangelsky
 - *Hughesisporites rugulatus* Archang. et Seoane
 - *Minerisporites elegans* Archang. et Seoane
 - *Minerisporites laceratus* Archang. et Seoane
 - *Minerisporites patagonicus* Archang. et Seoane
 - *Verrutrilletes tomtaylori* Archang. et Seoane

- Microsporas:
 - *Antulsporites baculatus* Archang. et Gamerro
 - *Baculatisporites comaumensis* (Cookson) Potonié
 - *Biretisporites* sp. A.
 - *Calamospora* aff. *mesozoica* Couper
 - *Camarazonosporites microalveolatus* Archang. et Gamerro
 - *Ceratosporites equalis* Cookson et Dettmann
 - *Ceratosporites setosus* Archang. et Seoane
 - *Cicatricosisporites annulatus* Archang. et Gamerro

- *Cicatricosisporites australiensis* (Cookson)
Potonié
- *Cicatricosisporites baqueroensis* Archang. et
Gamerro
- *Cicatricosisporites* cf. *ethmos* Delcourt et
Sprumont
- *Cicatricosisporites hughesii* Dettmann
- *Cicatricosisporites giganteus* Archang. et
Gamerro
- *Cicatricosisporites ticoensis* Archang. et
Gamerro
- *Clavifera* sp. A.
- *Concavissimisporites verrucosus* Delcourt et
Sprumont
- *Contignisporites cooksonii* (Balme) Dettmann
- *Cyatheacidites tectifera* Archang. et Gamerro
- *Cyathidites australis* Couper (*)
- *Cyathidites minor* Couper (*)
- *Cyathidites* sp. A. (*)
- *Cyathidites* sp. B. (*)
- *Deltoidospora minor* (Couper) Pocock (*)
- *Densoisporites corrugatus* Archang. et Gamerro
- *Densoisporites velatus* (Weyland et Krieger)
Krasnova
- *Gleicheniidites senonicus* Ross
- *Gleicheniidites* sp. A.
- *Gleicheniidites* sp. B.
- *Heliosporites baculatus* Archang. et Gamerro
- *Kuylisporites lunaris* Cookson et Dettmann
- *Leiotriletes regularis* (Pflug) Krutzsch (*)
- *Leptolepidites major* Couper
- *Leptolepidites verrucatus* Couper
- *Lycopodiumsporites austroclavatidites* (Cookson)
Potonié
- *Muricingulisporis annulatus* Archang. et Gamerro

- *Neoraistrickia* sp. A.
- *Ornamentifera tuberculata* (Grigorjeva)
Bolchovitina
- *Ornamentifera* sp. A.
- *Osmundacidites diazii* Volkheimer
- *Osmundacidites wellmanii* Couper
- *Osmundacidites* sp. A.
- *Polypodiaceoisporites elegans* Archang. et
Gammerro
- *Rugulatisporites neuquenensis* Volkheimer
- *Rugulatisporites* sp. A.
- *Rugulatisporites* sp. B.
- *Sestrosporites pseudoalveolatus* (Couper)
Dettmann
- *Taurocusporites segmentatus* Stover
- *Trilobosporites apiverrucatus* Couper
- *Trilobosporites purverulentus* (Verbitskaya)
Dettmann
- *Trilobosporites trioreticulosus* Cookson et
Dettmann
- *Verrucosisporites* sp. A.

DIVISION: PTERIDOSPERMOPHYTA

ORDEN: PTERIDOSPERMALES ?

- Cutículas:
 - *Mesosingeria coriacea* Archangelsky
 - *Mesosingeria herbstii* Archangelsky
 - *Mesosingeria mucronata* Archangelsky
 - *Mesosingeria obtusa* Archangelsky
 - *Mesosingeria striata* Archangelsky
 - *Mesosingeria parva* Seoane (*)
 - *Pachypteris elegans* Archangelsky

ORDEN: CAYTONIALES

- Cutículas: - Ruflorinia papillosa Seoane (*)
 - Ruflorinia pilifera Archangelsky
 - Ruflorinia sierra Archangelsky
- Frutos: - Ktalenia circularis Archangelsky

DIVISION: CYCADOPHYTA

ORDEN: CYCADALES

- Cutículas: - Mesodescolea plicata Archangelsky
 - Pseudoctenis crassa Archang. et Baldoni
 - Pseudoctenis dentata Archang. et Baldoni
 - Pseudoctenis ornata A. Archang. et al.
 - Sueria elegans Seoane (*)
 - Sueria rectinervis Menéndez
 - Ticoa harrisii Archangelsky
 - Ticoa lamellata Archangelsky
 - Ticoa magnipinnulata Archangelsky
 - Almargemia incrassata Archangelsky

ORDEN: BENNETTITALES

- Cutículas: - Dictyozamites areolatus Archang. et Baldoni
 - Dictyozamites crassinervis Menéndez
 - Dictyozamites latifolius Menéndez
 - Dictyozamites minusculus Menéndez
 - Otozamites grandis Menéndez
 - Otozamites ornatus Seoane (*)
 - Otozamites parviauriculata Menéndez
 - Otozamites waltonii Archang. et Baldoni

- *Pterophyllum longipinnatum* Menéndez
- *Pterophyllum* sp.
- *Ptilophyllum antarcticum* (Halle) Archang. et Baldoni
- *Ptilophyllum hislopi* (Oldham) Seward
- *Ptilophyllum longipinnatum* Menéndez
- *Zamites decurrens* Menéndez

- Escamas:
 - *Cycadolepis baqueroensis* Baldoni
 - *Cycadolepis coriacea* Menéndez
 - *Cycadolepis involuta* Menéndez
 - *Cycadolepis* cf. *jenkinsiana* (Tate) Seward
 - *Cycadolepis lanceolata* Menéndez
 - *Cycadolepis menendezii* Baldoni
 - *Cycadolepis oblonga* Menéndez
 - *Cycadolepis petriellai* Baldoni
 - *Cycadolepis* sp. 1
 - *Cycadolepis* sp. 2

- Inflorescencias:
 - *Williamsonia bulbiformis* Menéndez
 - *Williamsonia umbonata* Menéndez
 - *Williamsonia* sp.

DIVISION: GINKGOPHYTA

ORDEN: GINKGOALES

- Cutículas:
 - *Ginkgoites ticoensis* Archangelsky
 - *Ginkgoites tigrensis* Archangelsky (*)

- Polen:
 - *Ginkgocycadophytus nitidus* (Balme) De Jersey

- Semillas:
 - *Allicospermum patagonicum* Archangelsky

- Fructificación femenina: - *Karkenian incurva* Archangelsky

DIVISION: CONIFEROPHYTA

ORDEN: CONIFERALES

- Cutículas:
- *Apterocladus lanceolatus* Archangelsky
 - *Araucarites baqueroensis* Archangelsky
 - *Araucarites minimus* Archangelsky
 - *Athrotaxis ungeri* (Halle) Archang. (*)
 - *Brachyphyllum baqueroense* Traverso
 - *Brachyphyllum brettii* Archangelsky
 - *Brachyphyllum irregulare* Archangelsky
 - *Brachyphyllum mirandai* Archangelsky
 - *Brachyphyllum mucronatum* Archangelsky
 - *Brachyphyllum tigrense* Traverso
 - *Morenoa fertilis* Del Fueyo et al.
 - *Nothoprehuen brevis* Del Fueyo
 - *Podocarpus dubius* Archangelsky
 - *Squamastrobis tigrensis* Archang. et Del Fueyo
 - *Tarphyderma glabra* Archang. et Taylor
 - *Tomaxellia biforme* (Archang.) Archangelsky (*)
 - *Tomaxellia degiustoi* (Archang.) Archangelsky
 - *Trisacocladus tigrensis* Archangelsky
- Polen:
- *Alisporites grandis* (Cookson) Dettmann
 - *Araucaricites australis* Cookson
 - *Balmeiopsis limbatus* (Balme) Archang.
 - *Callialasporites dampieri* (Balme) Sukh Dev
 - *Callialasporites trilobatus* (Balme) Sukh Dev
 - *Caytonipollenites pallidus* (Reissinger) Couper
 - *Classopollis torosus* (Reissinger) Couper
 - *Cyclusphaera psilata* Volkheimer et Sepúlveda
 - *Gamerroites volkheimeri* Archangelsky

- *Microcachryidites antarcticus* Cookson
- *Podocarpidites ellipticus* Cookson
- *Trisaccites microsaccatum* (Couper) Couper

DIVISION: MAGNOLIOPHYTA

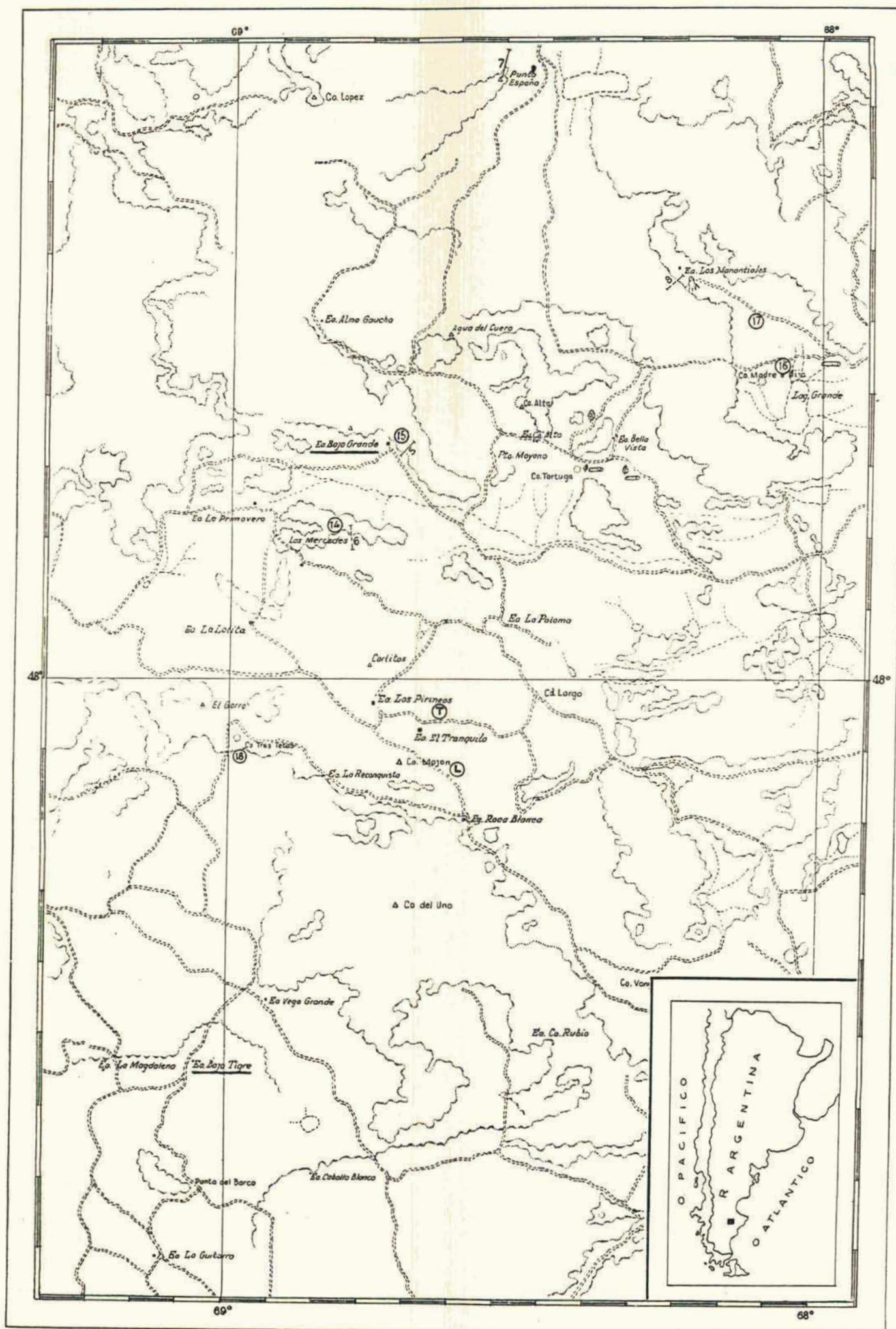
- Hojas: - Tipo A Romero et Archangelsky
- Polen: - *Clavatipollenites hughesii* Couper

MORFOGENEROS DE AFINIDAD BOTANICA INCIERTA

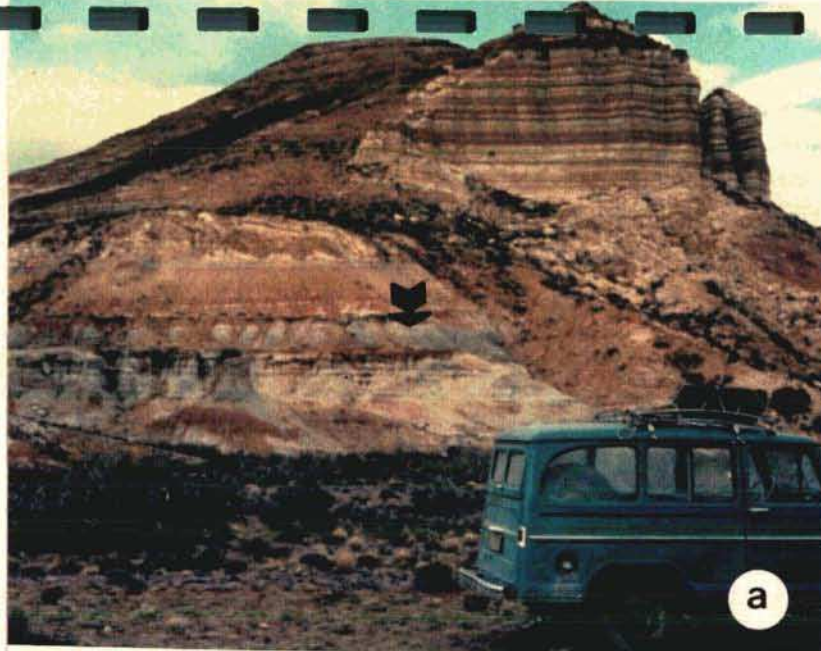
- Frondes: - *Sphenopteris baqueroensis* Archangelsky
- *Sphenopteris* cf. *fittoni* Seward
- *Sphenopteris* cf. *goepperti* Dunker
- *Sphenopteris* cf. *nordenskjoeldii* Halle
- *Sphenopteris psilotoides* (Stokes y Webb) Ward
- *Sphenopteris sueroi* Archangelsky
- *Sphenopteris thoriana* Archangelsky



Mapa Nº 1: Ubicación geográfica de la Formación Baquero.



Mapa Nº 2: Ubicación geográfica de las localidades fosilíferas de la Formación Baqueró (Archangelsky, 1967).



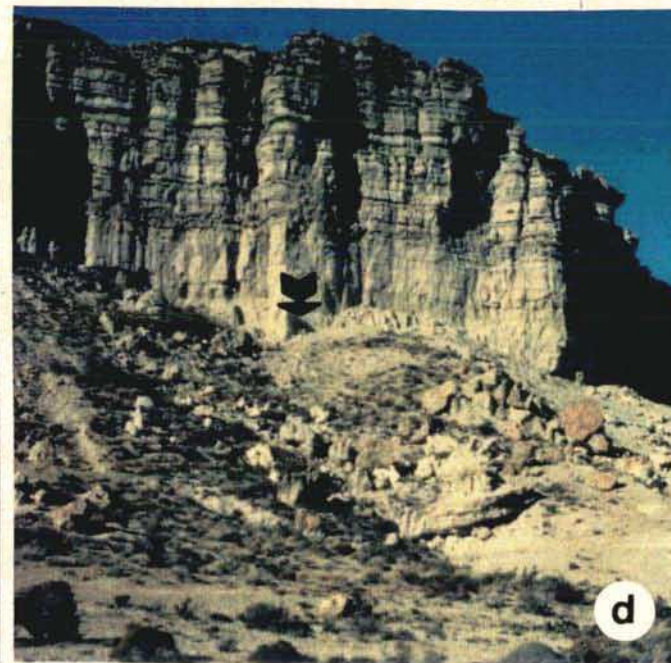
a



b



c



d

Lámina NO 1: a - d: Formación Baqueró:
b, c y d, Estancia Bajo Tigre; b, Nivel
c, Nivel fosilífero BTGinkgoites;
BTCladophlebis.

a, Estancia Bajo Grande;
fosilífero BTotozamites;
d, Nivel fosilífero

CAPITULO 3

**MATERIALES
Y METODOS**



CAPITULO 3

Especies Fósiles

INTRODUCCION

La palabra fósil proviene del vocablo latino fodere, que significa cavar. El término fósil se aplica a todo resto de naturaleza orgánica que se excava de la tierra (Archangelsky, 1970).

Todas las cutículas fósiles analizadas en este trabajo, fueron halladas en la Formación Baqueró, ubicada en la Provincia de Santa Cruz de nuestro país. Esta unidad formacional ha sido datada, mediante estudios palinológicos (Archangelsky y Gamero, 1966), en el Cretácico Inferior, más precisamente en el lapso Barremiano Tardío - Aptiano Temprano (unos 120 millones de años de antigüedad).

El material fósil estudiado está representado por compresiones de frondes (Pteridófitas) y momificaciones de hojas (Gimnospermas).

Según Archangelsky (op. cit.) y Taylor y Taylor (1993) una compresión es el resultado de un proceso de fosilización, en el cual las dimensiones verticales del vegetal se ven modificadas mientras que las horizontales son poco afectadas. Químicamente, se producen cambios en su composición orgánica, por los cuales la celulosa y la lignina se convierten en carbón, mientras que persisten la cutícula epidérmica y la exina de las esporas y granos de polen.

Las compresiones son relativamente comunes en los sedimentos de sistemas deltáicos, lagos, lagunas y pantanos. Un fragmento vegetal sumergido en un medio líquido rico en soluciones minerales, es reemplazado molecularmente por compuestos inorgánicos sin cambiar la forma ni perder la estructura original. La compresión se produce por el aporte de sedimentos

que van tapando los fragmentos vegetales, en un medio aséptico, con mínima oxidación y escasa acción mecánica.

Las momificaciones son el resultado de un proceso de fosilización donde las membranas no alteran mayormente su composición química original y preservan sus estructuras. Ciertos componentes orgánicos de las plantas como las cutículas epidérmicas y la exina de las esporas y granos de polen, son extremadamente resistentes a la oxidación y a la descomposición o degradación, preservándose sin modificaciones, pudiendo ser encontradas en depósitos de diferentes edades geológicas (Archangelsky, op. cit.). En cambio, Taylor y Taylor (op. cit.) indican que este tipo de preservación sólo se encuentra a partir de los depósitos del Eoceno (Terciario), no reconociendo como tales, a restos vegetales inalterados de mayor antigüedad.

MATERIALES

ORDEN: FILICALES

"Cladophlebis" cyathifolia n. sp.

Material estudiado: BA Pb 11415, 11416, 11419, 11425 y 11479; BA Pb Pm 5135 y 5136; BA Pb MEB 60.

Localidad: Estancia Bajo Grande.

"Cladophlebis" tripinnata (Archangelsky) emend.

Material estudiado: BA Pb 4604, 4605, 4606, 4607, 4608, 4609, 4610, 4611, 11571, 11572, 11573, 11574, 11575, 11576, 11577, 11578, 11579 y 11580; BA Pb Pm 5137 y 5138; BA Pb MEB 59.

Localidad: Estancia Bajo Tigre, N.F. BTC.

ORDEN: PTERIDOSPERMALES ?

Mesosingeria parva n. sp.

Material estudiado: LP 6253; LP Pm 237 y BA Pb Pm 217, 218 y 255; BA Pb MEB 45 y 58; BA Pb MET 133 y 135.

Localidad: Estancia Bajo Grande, N.F. Araucarites.

ORDEN: CAYTONIALES

Ruflorinia papillosa n. sp.

Material estudiado: BA Pb 11374, 11539, 11540, 11541, 11542, 11543, 11544, 11545, 11546, 11547, 11548, 11568, 11569 y 11570; BA Pb Pm 219, 220, 221, 222, 223, 224, 225, 226, 231, 232 y 256; BA Pb MEB 46; BA Pb MET 96 y 97.

Localidad: Estancia Bajo Tigre, N.F. BTA.

ORDEN: CYCADALES

Sueria elegans n. sp.

Material estudiado: BA Pb 11395, 11405, 11414, 11439, 11465; BA Pb Pm 233, 234, 235, 236 y 250; BA Pb MEB 61 y 64; BA Pb MET 151.

Localidad: Estancia Bajo Grande.

ORDEN: BENNETTITALES

Otozamites ornatus n. sp.

Material estudiado: BA Pb 11549, 11550, 11551, 11552, 11553, 11554, 11555, 11563, 11564, 11565, 11566 y 11567; BA Pb Pm 227, 228, 229, 230 y 251; BA Pb MEB 47; BA Pb MET 11.

Localidad: Estancia Bajo Tigre, N.F. BTO.

ORDEN: GINKGOALES

Ginkgoites tigrensis Archangelsky

Material estudiado: BA Pb 11556, 11557, 11558, 11559, 11560, 11561, 11581, 11582, 11583, 11584, 11585, 11586, 11587 y 11588; BA Pb Pm 237, 238, 239, 240 y 253; BA Pb MEB 50; BA Pb MET 153.

Localidad: Estancia Bajo Tigre, N.F. BTG y BTQ.

ORDEN: CONIFERALES

Tomaxellia biforme (Archang.) Archangelsky

Material estudiado: BA Pb 11413 y LP 7531; BA Pb Pm 246, 247, 248, 249 y 252; BA Pb MEB 49; BA Pb MET 155.

Localidad: Estancia Bajo Grande.

Athrotaxis ungeri (Halle) Archangelsky

Material estudiado: BA Pb 11562; BA Pb Pm 241, 242, 243, 244, 245 y 254; BA Pb MEB 48; BA Pb MET 9.

Localidad: Estancia Bajo Tigre, N.F. BTQ.

Todo el material estudiado se halla depositado en la Colección Paleobotánica del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". El material megascópico lleva la sigla BA Pb, los preparados microscópicos se identifican con la sigla BA Pb Pm, los tacos para microscopía electrónica de barrido, con la sigla BA Pb MEB y los cortes ultradelgados para microscopía electrónica de transmisión, con la sigla BA Pb MET.

MÉTODOS

Los restos vegetales fueron extraídos de sedimentitas organógenas. Para su limpieza fueron tratados con hipoclorito de sodio diluido, a una temperatura de 60° durante 20 minutos y

lavados repetidas veces con agua destilada.

Para su observación al microscopio óptico, las cutículas diafanizadas fueron montadas en gelatina-glicerina. Las fotografías fueron obtenidas con un microscopio Leitz utilizando películas Kodak.

Las cutículas de todas las especies estudiadas fueron sometidas a dos tests: uno de ellos se realizó con floroglucina al 1% diluida en alcohol 96° y HCl al 25%, para el reconocimiento de lignina. El otro test se realizó con una solución saturada de Sudan IV diluido en alcohol 70°, para el reconocimiento de cutina y ceras epicuticulares. Ambos test se realizaron con MO.

Para su observación con MEB, se montaron los ejemplares ya limpios sobre tacos de bronce cubiertos con cinta adhesiva doble faz y luego se metalizaron con oro - paladio (O'Brien y Mc Cully, 1981). Se analizaron con un microscopio JEOL T-100 del Servicio de Microscopía Electrónica de la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad de La Plata. Para las fotografías se utilizaron películas AGFA APX 100.

Para su observación con MET, las cutículas fueron incluidas en resina de baja viscosidad Spurr compuesta por dióxido de vinilciclohexeno (10.0 grs.), diglicidileter de polipropilenglicol (D.E.R. 736) (6.0 grs.), anhídrido nonenilsuccínico (26.0 grs.) y dimetilaminoetanol (0.4 grs.) (Spurr, 1969). Previamente, el material fue tratado con osmio al 2% durante 2 horas, lavado varias veces con agua destilada durante 30 minutos, deshidratado con la serie de alcoholes al 25%, 50%, 70%, 96% y 100% por 15 minutos cada uno, luego incluido en Spurr - acetona 1:3 por 6 horas; Spurr - acetona 1:1 por 16 horas y dos cambios de Spurr puro durante 24 horas; por último, el material fue colocado en moldes de plástico y dejado durante 48 horas en una estufa con vacío a una temperatura de 70°. Los ejemplares incluidos fueron cortados con un ultramicrotómo automático utilizando una cuchilla de diamante.

Los cortes gruesos fueron teñidos con azul de metileno y observados con un microscopio Leitz. Los cortes ultradelgados

fueron montados en grillas de cobre con orificio simple cubierto con Formvar. Para contraste se usó acetato de uranilo al 2% (5 - 10 minutos) y permanganato de potasio al 1.5% (5 minutos). Las fotografías fueron obtenidas con un microscopio Zeiss EM 109 del Servicio de Microscopía Electrónica de la Cátedra de Biología Celular de la Facultad de Medicina de la Universidad de Buenos Aires, utilizando películas Kodak TP 120.

Especies Actuales

MATERIALES

ORDEN: FILICALES

Cyathea fuliginosa Copel.

Material estudiado: Ejemplar Nº 679 del Herbario del Instituto Darwinion, coleccionado en Manila, Filipinas, en mayo de 1911. BA Pb MEB 53; BA Pb MET 149; Pm 1753.

Microlepia strigosa (Thunb.) Presl.

Material estudiado: Ejemplar Nº 367 (18) del Herbario del Museo de Ciencias Naturales de La Plata, coleccionado en Japón: Ryûkyû, Isla Takunoshima en la cueva de Kojima, por K. Iwatsuki et al., el 26 de agosto de 1975. BA Pb MEB 54; BA Pb MET 150; Pm 1754.

Pteris sp. L.

Material estudiado: Ejemplar fresco del Jardín Botánico de la Ciudad de Buenos Aires, coleccionado por Liliana V. de Seoane en marzo de 1994. BA Pb MET 158; Pm 1755.

ORDEN: CYCADALES

Encephalartos lehmannii Eckl.

Material estudiado: Ejemplar fresco del Jardín Botánico de la Ciudad de Buenos Aires, coleccionado por Liliana V. de Seoane en marzo de 1994. BA Pb MEB 56; BA Pb MET 160; Pm 1756.

ORDEN: GINKGOALES

Ginkgo biloba L.

Material estudiado: Ejemplar Nº 9321 perteneciente al Herbario Burkart del Instituto Darwinion; ejemplar Nº 74784 del Herbario del Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia", coleccionado en el sur de Australia. BA Pb MET 154. Material fresco del Jardín Botánico de la Ciudad de Buenos Aires, coleccionado por Liliana V. de Seoane en febrero de 1994. BA Pb MEB 51; BA Pb MET 161; Pm 1757.

ORDEN: CONIFERALES

Sequoia sempervirens (Lamb.) Endl.

Material estudiado: Ejemplar Nº 69387 del Herbario del Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia"; ejemplar Nº 15994 del Herbario del Instituto Darwinion. BA Pb MET 156. Material fresco del Jardín Botánico de la Ciudad de Buenos Aires, coleccionado por Liliana V. de Seoane en marzo de 1994. BA Pb MEB 52; BA Pb MET 162; Pm 1758.

Taxodium mucronatum Ten.

Material estudiado: Ejemplar Nº 20998 perteneciente al Herbario Burkart del Instituto Darwinion. BA Pb MET 157. Material fresco del Jardín Botánico de la Ciudad de Buenos Aires, coleccionado por Liliana V. de Seoane en marzo de 1994. BA Pb MEB 55; BA Pb

MET 163; Pm 1759.

Todos los cortes del material estudiado se hallan depositados en la Histoteca de la Cátedra de Anatomía Vegetal de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires (Nº 1753-1759).

METODOS

Las hojas de las especies actuales fueron diafanizadas con hidróxido de sodio diluido, a una temperatura de 60º por 2 horas o más, dependiendo del grosor de las mismas; lavadas varias veces con agua destilada, tratadas con hipoclorito de sodio (10%) a una temperatura de 60º durante 10 a 20 minutos y finalmente, lavadas varias veces con agua destilada (Strittmatter(1973), modificado).

Para su observación al microscopio óptico, las hojas ya diafanizadas fueron teñidas con safranina acuosa (D'Ambrogio, 1986) y montadas en bálsamo sintético. Las fotografías fueron obtenidas con un microscopio Leitz utilizando películas Kodak.

Los cortes transversales de todas las especies estudiadas fueron tratados con floroglucina al 1% diluida en alcohol 96º y HCl al 25%, para el reconocimiento de lignina con MO.

Para su observación con MEB, las hojas limpias fueron montadas sobre tacos de bronce cubiertos con cinta adhesiva doble faz, luego se metalizaron con oro - paladio (O'Brien y Mc Cully, op. cit.) y se analizaron con un microscopio JEOL T-100 del Servicio de Microscopía Electrónica de la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad de La Plata. Para las fotografías se utilizaron películas AGFA APX 100.

Para su observación con MET, las hojas recién cortadas de los ejemplares del Jardín Botánico de la Ciudad de Buenos Aires, fueron fijadas en glutalaldehído durante 24 horas, luego el material fue tratado con osmio al 2% durante 2 horas, lavado varias veces con agua destilada durante 30 minutos, deshidratado

con la serie de alcoholes al 25%, 50%, 70%, 96% y 100% por 15 minutos cada uno, incluido en resina de baja viscosidad Spurr - acetona 1:3 por 6 horas; Spurr - acetona 1:1 por 16 horas y dos cambios de Spurr puro durante 24 horas; por último, el material fue colocado en moldes de plástico y dejado durante 48 horas en una estufa con vacío a 700 de temperatura. Los ejemplares incluidos fueron cortados con un ultramicrotomo automático utilizando una cuchilla de diamante.

Los cortes gruesos fueron teñidos con safranina y observados con un microscopio Leitz. Los cortes ultradelgados fueron montados en grillas de cobre con orificio simple cubierto con Formvar. Para contraste se usó acetato de uranilo al 2% (5 - 10 minutos) y permanganato de potasio al 1.5% (5 minutos). Las fotografías han sido obtenidas con un microscopio Zeiss EM 109 del Servicio de Microscopía Electrónica de la Cátedra de Biología Celular de la Facultad de Medicina de la Universidad de Buenos Aires, utilizando películas Kodak TP 120.

Para clasificar a las especies fósiles y actuales de Pteridófitas se siguió la sistemática de Tryon y Tryon (1982) y para las Gimnospermas se utilizó la sistemática de Taylor y Taylor (1993).

En las descripciones de las especies fósiles y actuales, se detallaron en particular, los caracteres de las hojas, como ápice, base, márgenes, textura y venación, siguiendo las reglas de Hickey (1974).

Para realizar las descripciones de las paredes externas de las epidermis fósiles y actuales, se utilizó la terminología de Sitte y Rennier (1963), Holloway (1982). Con anterioridad, Archangelsky y Taylor (1986), Archangelsky et al. (1986), y Artabe y Archangelsky (1992), basándose en la misma terminología, utilizaron las letras A₁, A₂, B y C, para identificar los mismos estratos de la pared celular. En el presente trabajo, se homologan de la siguiente forma:

A₁ = cutícula propiamente dicha
A₂ = capa cuticular superior
B = capa cuticular inferior
C = pared celular

Abreviaturas utilizadas en el texto

A.: Actuales
Abx.: Abaxial
Adx.: Adaxial
C.T.: Corte transversal
F.: Fósil
M.E.B.: Microscopio electrónico de barrido
M.E.T.: Microscopio electrónico de transmisión
M.O.: Microscopio óptico
N.F.: Nivel fosilífero
P.m.: Preparado microscópico



CAPITULO 4

DIVISION PTERIDOPHYTA

ORDEN FILICALES

CAPITULO 4

DIVISION: PTERIDOPHYTA

ORDEN: FILICALES

Familia: Cyatheaceae

MATERIAL FOSIL

Género: Cladophlebis Brongniart 1849

En Boureau (1975) se realiza la revisión del género Cladophlebis creado por Brongniart (1849) para especies paleozoicas y mesozoicas. Brongniart (op. cit.) restringe a este género principalmente, las frondes filicoides mesozoicas que no pueden ser ubicadas con certeza en una familia natural, pudiendo estar parcialmente referidas a la familia de las Osmundáceas.

Estas frondes pinnadas son segmentos terminales que poseen pinnulas enteras o dentadas, no lobuladas, pudiendo ser falcadas en dirección anadrómica, o lineales, unidas al raquis por toda su base, o algo contraídas, con un tipo de venación bien visible, carácter perteneciente al género paleozoico Pecopteris Brongniart. A veces se encuentra una contracción basal en el lugar del borde proximal (catadrómico), raramente en el borde distal (anadrómico).

El margen inferior de la pinnula es algunas veces decurrente. La vena media, igualmente decurrente en su base, se extiende hasta el ápice, siendo recta o un poco ondulada. Las venas secundarias son dicotómicas y casi siempre perpendiculares al margen de la lámina. Estas venas son alternas y bi o trifurcadas, más raramente tetrafurcadas en pinnulas regulares, faltando a veces en la parte apical de la pinnula, donde las venas son simples.

En los casos de formas con dicotomía simple, una vena (generalmente la distal) o también las dos ramificaciones de las venas laterales basales, o las de la parte proximal de la pinnula, pueden bifurcarse una segunda vez. La bifurcación única, o la primera bifurcación en las especies con dicotomía doble o triple, está situada muy cerca de la vena media.

Para Brongniart (op. cit.), Cladophlebis sería un tipo de pinnula transicional entre Pecopteris y Neuropteris.

Para Frenguelli (1947), las especies con pinnulas espaciadas o muy separadas, no pertenecen a Cladophlebis, género en el que son siempre contiguas. Además, para este autor, las pinnulas con impresiones poco marcadas o casi invisibles de las venas, en razón de su profundo hundimiento en el limbo, tampoco pertenecen a Cladophlebis.

Frenguelli (op. cit.) realiza un estudio muy detallado del género Cladophlebis y redefine varias especies en base a las características de las venas secundarias de sus pinnulas.

La presencia de pinnulas semejantes y en particular, con la pinnula basal catadrómica normal, es un carácter del género Cladophlebis, por oposición a los géneros con pinnulas basales lobadas como en Eboracia Thomas o Lobifolia Rasskazova y Lebedev.

Ciertos helechos fértiles como Todites Seward, Eboracia, Dicksonia L'Héritier, Klukia Raciborski y Kylikipteris Harris presentan pinnulas estériles del tipo Cladophlebis.

Frenguelli (op. cit.) describe alrededor de veinte especies de Cladophlebis para nuestro país. Posteriormente, Herbst (1978) efectúa la revisión de este trabajo y redefine varias especies.

En Argentina, este género se desarrolló durante el Mesozoico, alcanzando su momento de máximo esplendor en el período Jurásico.

Para el Cretácico Inferior de nuestro país se han descripto hasta el momento tres especies: C. patagonica Frenguelli, C. haiburnensis var. rectimarginata Herbst y C. tripinnata Archangelsky, a las cuales se agregaría C. cyathifolia n. sp.

Los ejemplares aquí estudiados corresponden a frondes

fértiles y estériles pertenecientes a las familias Cyatheaceae y Dennstaedtiaceae, por lo tanto, exceden la diagnosis que Brongniart diera para el género Cladophlebis.

Si bien, el material analizado se encuentra en excelente estado de preservación, la cantidad de tipos hallados (uno de cada familia), no justifica la creación de nuevos géneros, por lo tanto, se decidió utilizar provisoriamente el género Cladophlebis hasta obtener una cantidad suficiente de ejemplares que posibilite el establecimiento de entidades taxonómicas nuevas.

Especie Tipo: Cladophlebis albertsii (Dunker) Brongniart 1849.

"Cladophlebis" cyathifolia n. sp.

DIAGNOSIS: Helecho leptosporangiado, con pinnulas fértiles y estériles. Frondes por lo menos bipinnadas. Pinnulas opuestas, simétricas, oblongo - angostas, ápice redondeado, base truncada completamente insertada en el raquis y márgenes enteros. Venación camptódroma. Vena media bien definida y venas secundarias simples. Esporangios aislados de anillo completo. Esporas triletes de exina lisa a micropunteada.

HOLOTIPO: BA Pb 11479; BA Pb Pm 5135, coord.: 34/95; y BA Pb MEB 60.

PARATIPO: BA Pb 11415.

OTRO MATERIAL ESTUDIADO: BA Pb 11425, 11416 y 11419; BA Pb Pm 5136.

LOCALIDAD TIPO: Estancia Bajo Grande.

DERIVATIO NOMINIS: El epíteto específico alude a la familia Cyatheaceae por la forma de sus frondes.

DESCRIPCION: Helecho posiblemente arborescente, leptosporangiado, con pinnulas fértiles y estériles. Las frondes son bipinnadas; la pinna primaria tiene 16 cm de largo aproximadamente, con un raquis de 0.1 cm de ancho, que se angosta hacia el ápice (Lám. 2, fig. a).

Las pinnas secundarias son subalternas, con un ángulo de inserción de 45° con relación al raquis primario. Las pinnas de la base presentan un largo de 4 cm y un ancho de 0.7 cm, con un raquis de 0.5 mm de ancho. Hacia el ápice, las pinnas reducen su tamaño hasta alcanzar un largo de 0.5 cm y un ancho de 0.2 cm, culminando en una única pinna vertical, paralela al raquis primario, de 1 cm de largo y 0.3 cm de ancho (Lám. 2, fig. a).

Las pinnulas son opuestas, simétricas, oblongo - angostas, de ápice redondeado, base truncada completamente insertada en el raquis y márgenes enteros (Lám. 2, fig. b).

Las pinnulas de la base miden 0.4 cm de largo y 0.1 cm de ancho, estas dimensiones disminuyen hacia el ápice y terminan en una única pinnula de 0.4 cm de largo por 0.1 cm de ancho, de posición vertical, paralela al raquis de la pinna secundaria.

La venación es camptódroma, con una vena media bien definida, derecha y ramificada. Las venas secundarias son derechas y no tienen ramificaciones (Lám. 2, fig. b).

La observación con MEB de una impronta pinnular muestra la presencia de orificios alargados, irregularmente distribuidos, que indicarían la posición de los estomas (Lám. 2, fig. c).

Los esporangios se presentan aislados, son ovales a redondeados, miden 0.2 - 0.3 mm de diámetro y poseen un anillo completo. Los esporangios se hallan ubicados en la cara abx. de la pinnula, en especial, a los costados de la vena media.

Las esporas son triletes, poseen un contorno ecuatorial triangular a subtriangular y 42 μ m de diámetro, con lados cóncavos a rectos y ángulos redondeados. La lesura tiene ramas rectas, delgadas, que se extienden hasta el borde ecuatorial y alcanzan un largo de 28 μ m. La exina es delgada, de 1 μ m de espesor. La cara proximal es levemente piramidal, lisa a

microperforada. La cara distal es convexa y está ornamentada por fósulas isodiamétricas a alargadas e irregulares de 0.5 μm de ancho y 3 μm de largo (Lám. 2, figs. d y e). Estas esporas son semejantes a las especies Cyathidites australis Couper, Cyathidites minor Couper, Cyathidites sp. B y Deltoidospora minor (Couper) Pocock, (Archangelsky y Seoane, 1994, pág. 42, lám. 1, fig. 1; pág. 42; pág. 44, lám. 1, fig. 4; y pág. 44, lám. 1, fig. 3, respectivamente).

MATERIAL ACTUAL

Género: Cyathea Smith 1793

Parodi (1987) describe a los representantes de este género como plantas de aspecto arborescente, de frondes simples o compuestas, tallo erecto, alto, raramente corto, con densas raíces fibrosas especialmente en la base. Hojas monomórficas, a veces dimórficas, desde 0.25 a 6 m de largo, usualmente de 2 a 4 m, dispuestas en forma de corona; lámina unipinnada, con pinnas enteras, también las hay bipinnadas, con pínulas de ápices redondeados a filiformes, pecíolos lisos a pubescentes, cubiertos por pelos o espínulas; venas pinnadas, simples o bifurcadas, libres en la extremidad. Soros globosos, dispuestos sobre un receptáculo, entre el margen y la vena media. Indusio presente, cubriendo completamente a los esporangios, rasgándose irregularmente al producirse la dehiscencia. Esporangios numerosos, sésiles o pedicelados. Esporas triletes. Existen unas 100 especies originarias de las regiones tropicales y subtropicales de ambos hemisferios.

Especie Tipo: Cyathea arborea (L., Polypodium arborea) Smith 1793

Cyathea fuliginosa Copel.

DESCRIPCION: Helecho con frondes imparipinnadas, de 4.5 cm de largo y 0.9 cm de ancho, con un raquis de 0.1 cm de ancho, cubierto por largos pelos pluricelulares (Lám. 3, fig. a).

Las pinnulas son opuestas, simétricas, oblongo - angostas, de 0.5 cm de largo y 0.1 cm de ancho que disminuyen hacia el ápice. Poseen ápice redondeado, base truncada completamente insertada en el raquis, márgenes enteros y textura membranácea. Angulo de inserción de 60°. La venación es camptódroma y cladódroma. La vena media es notoria, derecha y ramificada. Las venas secundarias tienen un ángulo de divergencia agudo, son recurvadas y ramificadas (Lám. 3, fig. b).

Observada con MO y MEB la pinnula presenta la epidermis adx. formada por células alargadas a poligonales, de paredes sinuosas, de 34 - 64 μ m de largo y 28 - 50 μ m de ancho. La superficie celular es lisa, no se observan estomas (Lám. 4, figs. g y h).

La epidermis abx. está formada por células alargadas a poligonales de paredes poco sinuosas, de 22 - 50 μ m de largo y 14 - 28 μ m de ancho. La superficie celular es lisa, posee estomas dispuestos entre las venas secundarias y paralelos a sus recorridos (Lám. 3, fig. c; y lám. 4, fig. i).

El aparato estomático es del tipo diacítico con cierta tendencia a anisocítico, de 50 μ m de diámetro, posee dos células subsidiarias aunque pueden llegar a tres, compartiendo una o más de una de ellas, entre estomas vecinos. Las células oclusivas son reniformes (Lám. 3, fig. c; y lám. 4, fig. j). Índice estomático: 54.9.

Los esporangios son ovales y de anillo completo (Lám. 4, fig. l), forman soros de más de treinta esporangios que se hallan contenidos en un receptáculo cupuliforme de paredes rugosas que se implanta sobre la base de las venas secundarias de la pinnula (Lám. 4, fig. k).

Las esporas son triletes, de 36 μ m de diámetro, con contorno ecuatorial triangular a subtriangular, lados rectos a convexos y ángulos prominentes y redondeados. La lesura tiene ramas rectas con labios finos, que se extienden hasta los 3/4 del radio de la espota. La exina es delgada, lisa a micropunteada (Lám. 3, fig. d).

El siguiente es un cuadro comparativo entre la especie fósil y la actual (Cuadro N^o 2).

CUADRO COMPARATIVO

| Caracteres | <u>Cyathea fuliginosa</u> A. | <u>"Cladophlebis"</u> <u>cvathifolia</u> F. |
|--------------------|----------------------------------|--|
| Forma de vida | arborescente | posiblemente arborescente |
| Fronde | 1 - 2 pinnada | 2 pinnada |
| Pinnas | imparipinnadas | imparipinnadas |
| Pínnulas: posición | opuestas | opuestas |
| forma | simétricas oblongo - angostas | simétricas oblongo - angostas |
| ápice | redondeado | redondeado |
| base | truncada | truncada |
| márgenes | enteros | enteros |
| textura | membranácea | membranácea |
| venación | camptódroma cladódroma | camptódroma |
| vena media | derecha y ramificada | derecha y ramificada |

| | | |
|---------------------|--|----------------------------|
| venas secundarias | recurvadas y ramificadas | derechas ? |
| Epidermis: células | alargadas a poligonales | - |
| paredes | sinuosas | - |
| Pared ext. epi. | cutícula delgada | - |
| | capa sup. esponjosa capa inf. laminar | - |
| | pared celular delgada | - |
| Ornamentación epi. | lisa | - |
| Estomas: tipo | diacítico a anisocítico | - |
| Cél. oclusivas | superficiales | - |
| Cél. subsidiarias | 2 a 3 | - |
| Indice estomático | 54.9 | - |
| Esporangios: forma | ovales | ovales a redondeados |
| | agrupados | aislados ? |
| anillo | completo | completo |
| Soros | con indusio | ? |
| Esporas: lesura | trilete | trilete |
| contorno ecuatorial | triangular a subtriangular | triangular a subtriangular |
| exina | lisa a micropunteada | lisa a micropunteada |

Familia: Dennstaedtiaceae

MATERIAL FOSIL

Género: Cladophlebis Brongniart 1849

"Cladophlebis" tripinnata (Archangelsky) emend.

Cladophlebis tripinnata Archangelsky, Ameghiniana, 3 (2), págs. 59-62, lám. 1, figs. 1-4, (1963).

DIAGNOSIS ENMENDADA: Helecho leptosporangiado, con pinnulas fértiles y estériles. Frondes tripinnadas. Pinnulas alternas, simétricas, lanceoladas, de ápice redondeado, base decurrente y márgenes crenados a lobulados, con ángulo de inserción de 60°. Venación camptódroma y cladódroma. Vena media derecha y ramificada. Venas secundarias recurvadas y ramificadas, con un ángulo de divergencia agudo. Esporangios aislados y redondeados, con una base circular de 15 células, aproximadamente. Esporas triletes y monoletes de exina lisa a micropunteada.

MATERIAL ESTUDIADO: BA Pb 4604, 4605, 4606, 4607, 4608, 4609, 4610, 4611, 11571, 11572, 11573, 11574, 11575, 11576, 11577, 11578, 11579 y 11580; BA Pb Pm 5137 y 5138; BA Pb MEB 59.

DESCRIPCION: Helecho leptosporangiado, con pinnulas fértiles y estériles. La fronde es bipinnada a tripinnada.

El raquis primario tiene 0.3 cm de ancho y una quilla longitudinal media. La pinna primaria está fragmentada e incompleta, mide más de 12 cm de ancho. El raquis secundario mide 0.1 cm de ancho, es decurrente y presenta una quilla media y un

ángulo de inserción de 60°.

Las pinnas secundarias son alternas, las basales miden 6 cm de largo y 2 cm de ancho y las apicales 3.6 cm de largo y 0.8 cm de ancho.

Las pinnulas son alternas, simétricas, lanceoladas, de ápice redondeado, base decurrente y márgenes crenados a lobulados, con un ángulo de inserción de 60° (Lám. 5, figs. a, b y c).

Las pinnulas basales miden 1 cm de largo y 0.3 cm de ancho. Poseen márgenes suavemente crenados y venación camptódroma y cladódroma. La vena media es derecha y ramificada, extendiéndose hasta el ápice de la lámina. Las venas secundarias son recurvadas y ramificadas, con un ángulo de divergencia agudo. Generalmente, las venas secundarias se ramifican dos veces, salvo las basales que pueden ramificarse tres y cuatro veces (Lám. 5, figs. b y c).

Las pinnulas medias presentan sus márgenes crenados y sus venas secundarias recurvadas y dos a tres veces ramificadas.

Las pinnulas apicales miden 0.4 cm de largo y 0.2 cm de ancho, sus márgenes son enteros y sus venas secundarias derechas y sin ramificaciones (Lám. 5, fig. a).

La observación con MEB de una impronta pinnular muestra la presencia de orificios circulares a alargados, irregularmente distribuidos, que indicarían la posición de los estomas.

Los esporangios son aislados, protuberantes y redondeados, con 0.2 mm de diámetro y una base circular, formada por alrededor de 15 células; estos esporangios se hallan generalmente a los costados de las venas secundarias, sobre la cara abx. de la pinnula (Lám. 6, figs. d, e y f).

Las esporas son triletes y monoletes (Lám. 6, fig. h). Las esporas triletes poseen un contorno ecuatorial triangular a subtriangular, de lados rectos a convexos y ángulos redondeados, miden 36 - 42 μ m de diámetro. La lesura posee ramas rectas, con labios de 1 μ m de espesor que se extienden hasta el borde ecuatorial y alcanzan un largo de 18 μ m. La exina es delgada, de 1.5 μ m de espesor. La cara proximal es levemente piramidal, lisa a micropunteada. La cara distal es convexa y está ornamentada por

microperforaciones de 0.5 μm de diámetro, uniformemente distribuidas (Lám. 6, fig. g). Estas esporas son semejantes a las especies Leiotriletes regularis (Pflug) Krutzsch y Cyathidites sp. A, (Archangelsky y Seoane, 1994, pág. 41, lám. 1, fig. 2; y pág. 42, lám. 1, fig. 5, respectivamente).

COMENTARIOS: Se ha enmendado la diagnosis original de la especie, por haberse encontrado varios ejemplares con pínulas fértiles y estériles. Estos ejemplares aportan mayores caracteres morfológicos a los ya descritos por Archangelsky en 1963. Además, las pínulas fértiles poseen gran cantidad de cuerpos redondeados con bases circulares, que se han considerado como posibles esporangios, agregándose su detalle a la diagnosis original.

MATERIAL ACTUAL

Género: Microlepidia Presl. 1836

Tryon y Tryon (1982) describen a los representantes de este género como plantas de hábito herbáceo, con tallos largamente rastreros, delgados, con pelos, y pocas a muchas raíces fibrosas. Las hojas son monomórficas, de 20 cm a 3 m de largo, raramente llegan a los 7 m, usualmente son distales y algunas veces están muy espaciadas. Las láminas son uni a tetrapinnadas, frecuentemente pubescentes, tienen venas libres, soros abaxiales o marginales, uninervados, con un receptáculo algo elevado y con indusio. Las esporas son globosas y triletes.

Es un género pantropical a extratropical con 45 especies, característico de forestas húmedas desarrolladas entre los 400 - 850 m de altura. Crece en las pendientes de las montañas, en las grietas de las rocas y a lo largo de las corrientes de agua, siendo menos frecuente en las laderas soleadas y espacios abiertos.

Especie Tipo: Microlepidia Speluncae (L.) Moore, Polypodium
Speluncae L., Microlepidia polypodioides Presl. 1836.

Microlepidia strigosa (Thunb.) Presl.

DESCRIPCION: Helecho con frondes imparipinnadas, de 14 cm de largo y 2.5 cm de ancho que disminuyen hacia el ápice. El raquis es recto de 0.1 cm de ancho, con una hendidura central y longitudinal en la cara adx. y una cobertura de pelos pluricelulares en la cara abx.

Las pinnulas son alternas, asimétricas, lanceoladas, de 1.5 cm de largo y 0.5 cm de ancho que disminuyen de tamaño hacia el ápice (Lám. 7, fig. a). Poseen ápice agudo, base asimétrica y decurrente, con el sector catadrómico decurrente y perpendicular al raquis de la pinna y el sector anadrómico paralelo al mismo. Los márgenes son serrados y la textura membranacea. Presentan un ángulo de inserción de 45°. La venación es camptódroma y cladódroma. La vena media es notoria, sinuosa y ramificada. Las venas secundarias tienen un ángulo de divergencia agudo, son recurvadas y ramificadas (Lám. 7, fig. b). Tanto la vena media como las venas secundarias se encuentran cubiertas por pelos en la cara abx. (Lám. 9, fig. k).

Observada con MO y MEB la pinnula presenta la epidermis adx. formada por células alargadas de paredes sinuosas, de 78 - 95 µm de largo y 14 - 36 µm de ancho. La superficie celular es lisa. No se observan estomas (Lám. 8, figs. g y h).

La epidermis abx. está formada por células alargadas semejantes a las anteriores, de 64 - 106 µm de largo y 17 - 39 µm de ancho. La superficie celular es lisa, posee estomas distribuidos entre las venas secundarias y paralelos a sus recorridos (Lám. 8, figs. e e i).

El aparato estomático es del tipo diacítico con tendencia al anisocítico, de 70 µm de diámetro, aproximadamente. Posee dos células subsidiarias, a veces tres, que ocasionalmente son compartidas por estomas vecinos. Las células oclusivas son

reniformes (Lám. 8, fig. j). Índice estomático: 30.7.

Los esporangios son ovales a redondeados, pedicelados, con anillo incompleto (Lám. 9, figs. l y m). Se agrupan en soros marginales, de más de veinte esporangios, concentrados en un receptáculo cupuliforme, de paredes rugosas, que se implanta en el extremo apical de una vena secundaria (Lám. 9, figs. k y l).

Las esporas son globosas, triletes de 31 μ m de diámetro, de contorno ecuatorial triangular a subtriangular, con lados cóncavos a rectos y ángulos redondeados. La lesura tiene ramas rectas y labios delgados, que se extienden hasta el ecuador. La exina es fina, micropunteada a suavemente equinada (Lám. 8, fig. f; y lám. 9, figs. n y o).

El siguiente es un cuadro comparativo entre la especie fósil y la actual (Cuadro Nº 3).

CUADRO COMPARATIVO

| Caracteres | <u>Microlepia strigosa</u> A. | <u>"Cladophlebis"</u> <u>tripinnata</u> F. |
|----------------------|----------------------------------|---|
| Forma de vida | herbácea | herbácea ? |
| Frondes | 1 - 4 pinnadas | 2 - 3 pinnadas |
| Pinnas | imparipinnadas | imparipinnadas |
| Pínnulas: posición | alternas | alternas |
| forma | asimétricas lanceoladas | simétricas lanceoladas |
| ápice | agudo | redondeado |
| base | asimétrica y decurrente | decurrente |
| márgenes | serrados | crenados a lobulados |
| textura | membranácea | membranácea |
| venación | camptódroma cladódroma | camptódroma cladódroma |
| vena media | sinuosa y ramificada | derecha y ramificada |
| venas secundarias | recurvadas y ramificadas | recurvadas y ramificadas |
| Epidermis: células | alargadas | - |
| paredes | sinuosas | - |
| Pared ext. epi. | cutícula delgada | - |

| | | |
|------------------------|--|--|
| | capa sup. esponjosa capa inf. laminar | - |
| | pared celular delgada | - |
| Ornamentación epi. | lisa | - |
| Estomas: tipo | diacítico a anisocítico | - |
| Cél. oclusivas | superficiales | - |
| Cél. subsidiarias | 2 a 3 | - |
| Indice estomático | 30.7 | - |
| Esporangios: forma | ovales a redondeados | redondeados |
| | agrupados | aislados |
| anillo | incompleto | - |
| Soros | con indusio | - |
| Esporas: lesura | trilete | trilete a monolete |
| contorno ecuatorial | triangular a subtriangular | triangular a subtriangular y ovalado |
| exina | micropunteada a suavemente equinada | lisa a micropunteada |

Observación con MET: Pteris sp. L.

Para su observación con MET se utilizó material fresco de Pteris sp., ya que como Cyathea fuliginosa y Microlepia strigosa

no habitan en nuestro país, sólo se tiene material de Herbario de las mismas; por tal motivo, los CT de sus pinnulas no presentaron una clara definición de los tejidos ni de la ultraestructura de la pared epidérmica, debiendo recurrir para este estudio, a otro género de similares características (Lám. 3, figs. e y f; y Lám. 7, figs. c y d, respectivamente).

El CT de una pinnula de Pteris sp. es delgado. La epidermis superior está formada por células grandes y globosas, mientras que la epidermis inferior es más fina y sus células son menos globosas y más alargadas, entre ellas encontramos numerosos estomas que se hallan a nivel superficial; sus células poseen un denso citoplasma y grandes cloroplastos de posición basal (Lám. 10, figs. a y b).

En ambas epidermis se observa la presencia de abundantes cloroplastos, granos de almidón y escasos pelos bicelulares (Lám. 10, fig. a).

El mesófilo está formado esencialmente por clorénquima muy laxo, de células casi isodiamétricas que contienen abundantes cloroplastos grandes y granos de almidón (Lám. 10, fig. b).

Los haces vasculares son colaterales y están compuestos por algunos elementos traqueales, cribosos y parénquima, y están rodeados por una vaina externa con escasos cloroplastos.

Observada con MET la pared externa de la epidermis presenta un espesor de 1.50 μm (Lám. 11, fig. e). Esta pared está formada por una cutícula delgada, que se continúa hacia abajo con dos capas; la superior, formada por laminillas paralelas a la superficie, y la inferior, también constituida por laminillas, pero dispuestas más irregularmente. Finalmente, encontramos una delgada pared celular no cutinizada, de densidad electrónica menor (Lám. 11, figs. e, f y g).

En la unión de dos células epidérmicas vecinas, la membrana cuticular está formada por una cutícula delgada, que se continúa hacia abajo con una región triangular reticulada, formada por tenues cordones (Lám. 11, fig. f).

El aparato estomático está compuesto por células

subsidiarias que poseen las mismas características cuticulares que el resto de las células epidérmicas (Lám. 10, fig. b), en cambio, las oclusivas tienen la pared celular desigualmente engrosada, en especial las periclinales externas, que poseen conspicuos rebordes cuticulares en la zona del ostíolo (Lám. 10, figs. b, c y d).

Comparaciones Interespecíficas de las especies pertenecientes a Cladophlebis

En nuestro país se han descripto once especies de Cladophlebis que se diferencian de "C. cyathifolia n. sp. por las siguientes características: C. indica Oldh. et Morris (Freng., 1947) posee pinnulas de mayor tamaño, márgenes enteros y venas secundarias ramificadas; C. grahami Freng. (1947) posee pinnulas que se insertan perpendicularmente y márgenes enteros; C. oblonga Halle (1913) posee pinnulas de mayor tamaño; C. australis (Morr.) Seward (Halle, 1913) posee pinnulas de mayor tamaño y márgenes enteros; C. integra Oishi et Takah. (Freng., 1947) posee pinnulas de mayor tamaño, márgenes enteros y venación más densa; C. denticulata (Bgt.) Font. (Menéndez, 1957) posee pinnulas cuyas venas secundarias se dicotomizan una sola vez; C. antarctica Nathorst (Halle, 1913) posee pinnulas de mayor tamaño y márgenes dentados; C. patagonica Freng. (1947) posee pinnulas de mayor tamaño, márgenes enteros y una venación más densa; C. haiburnensis var. rectimarginata Herbst (1966) posee pinnulas de mayor tamaño, márgenes enteros y venación más densa; "C. tripinnata Archang. (1963) posee pinnulas de mayor tamaño, márgenes crenados a lobulados y venas secundarias ramificadas, (Cuadro Nº 4).

| Especies | Tamaño pínnulas | Márgenes | Venas secundarias |
|---|--------------------|-------------------------|----------------------|
| "C". <u>cyathifolia</u> | 0.4 cm | enteros | simples |
| <u>C. indica</u> | mayor | enteros | ramificadas |
| <u>C. grahami</u> | mayor | enteros | ramificadas |
| <u>C. oblonga</u> | mayor | lobulados | ramificadas |
| <u>C. australis</u> | mayor | enteros | ramificadas |
| <u>C. integra</u> | mayor | enteros | ramificadas |
| <u>C. denticulata</u> | mayor | lobulados | poco ramificadas |
| <u>C. antarctica</u> | mayor | dentados | ramificadas |
| <u>C. patagonica</u> | mayor | enteros | ramificadas |
| <u>C. haiburnensis</u> var. <u>rectimarginata</u> | mayor | enteros | ramificadas |
| "C". <u>tripinnata</u> | mayor | crenados a lobulados | muy ramificadas |

CONSIDERACIONES FINALES

Para realizar el estudio comparado, las especies actuales fueron elegidas particularmente, por la semejanza morfológica de sus pinnas, pínnulas y esporas.

En nuestro país, los representantes de la familia Cyatheaceae se hallan actualmente, en la selva misionera y selvas del noroeste, en la región de Orán, con especies de hábito arborescente (Boelcke, 1986).

Dentro de la familia Cyatheaceae (Cuadro Nº 2), Cyathea fuliginosa es una especie exótica que habita en Manila, Filipinas (Tryon y Lugardon, 1991), sin embargo, se asemeja a "Cladophlebis" cyathifolia por la morfología de sus pinnas, su arquitectura foliar y el tamaño, ornamentación y tipo de esporas que posee. Sus esporangios de anillos completos se agrupan en soros, mientras que, los de la especie fósil, si bien conservan el mismo tipo de anillo, se encuentran aislados en la superficie foliar.

En cambio, la familia Dennstaedtiaceae en la actualidad, se halla escasamente distribuida en nuestro país. Sus representantes habitan en el norte y centro de América del Sur, Africa, Asia, Australia y Madagascar (Tryon y Tryon, 1982). Dentro de la familia Dennstaedtiaceae (Cuadro Nº 3), al comparar Microlepia strigosa, originaria del Japón, con "Cladophlebis" tripinnata se observan algunas diferencias. La morfología de sus pinnas y el tamaño, ornamentación y tipo de esporas es semejante; su arquitectura foliar varía levemente en el ápice y los márgenes; pero la diferencia más importante radica en sus esporangios, ya que la especie actual los presenta agrupados en soros, mientras que en la fósil, se observan bases esporangiales aisladas.

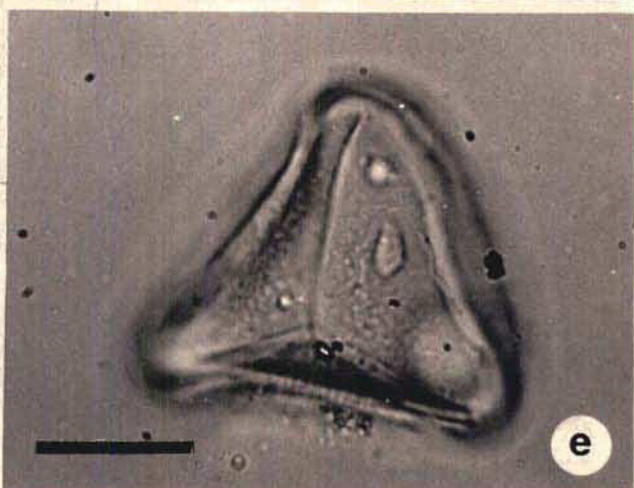
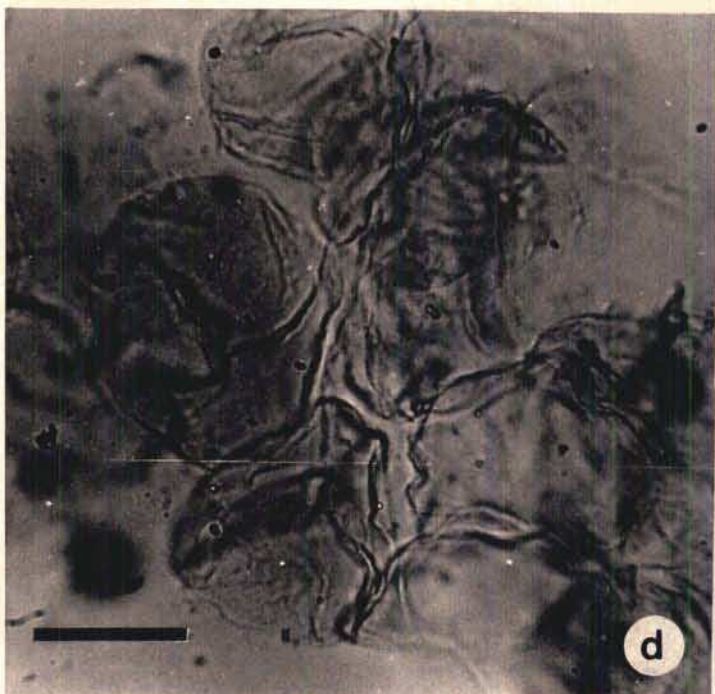
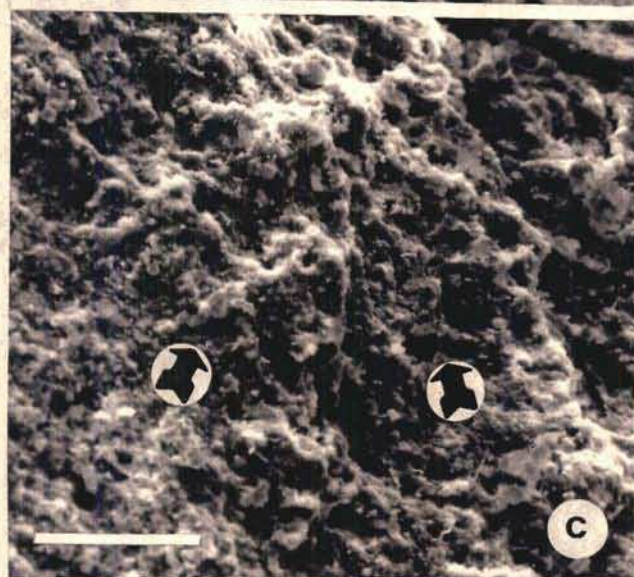
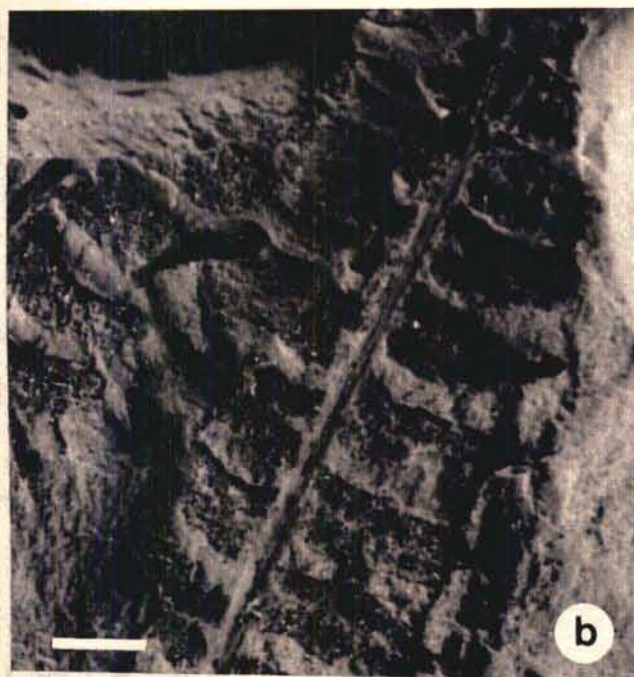
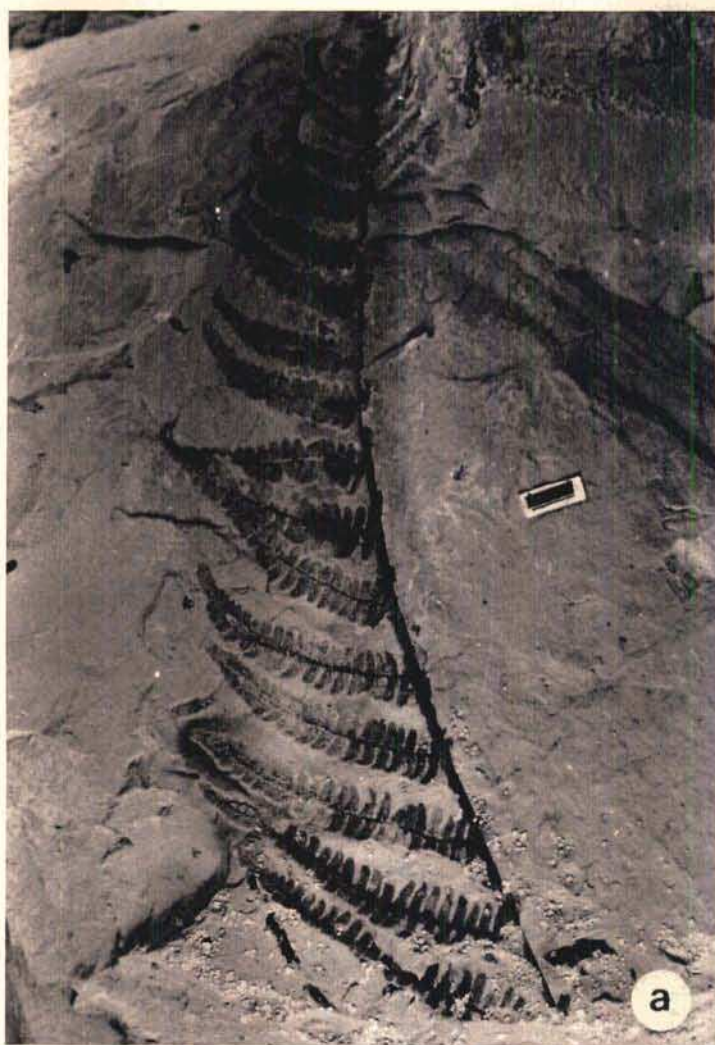


Lámina Nº 2: a - e: "Cladophlebis" cvathifolia n. sp.: a, holotipo, aspecto general; b, pinnulas, detalle; c, superficie de una pinnula observada con MEB; estomas (flechas); d, másula de esporas trilete; e, espora trilete. Reglillas: a y b = 0.5 cm; c = 40 μ m; d y e = 20 μ m.

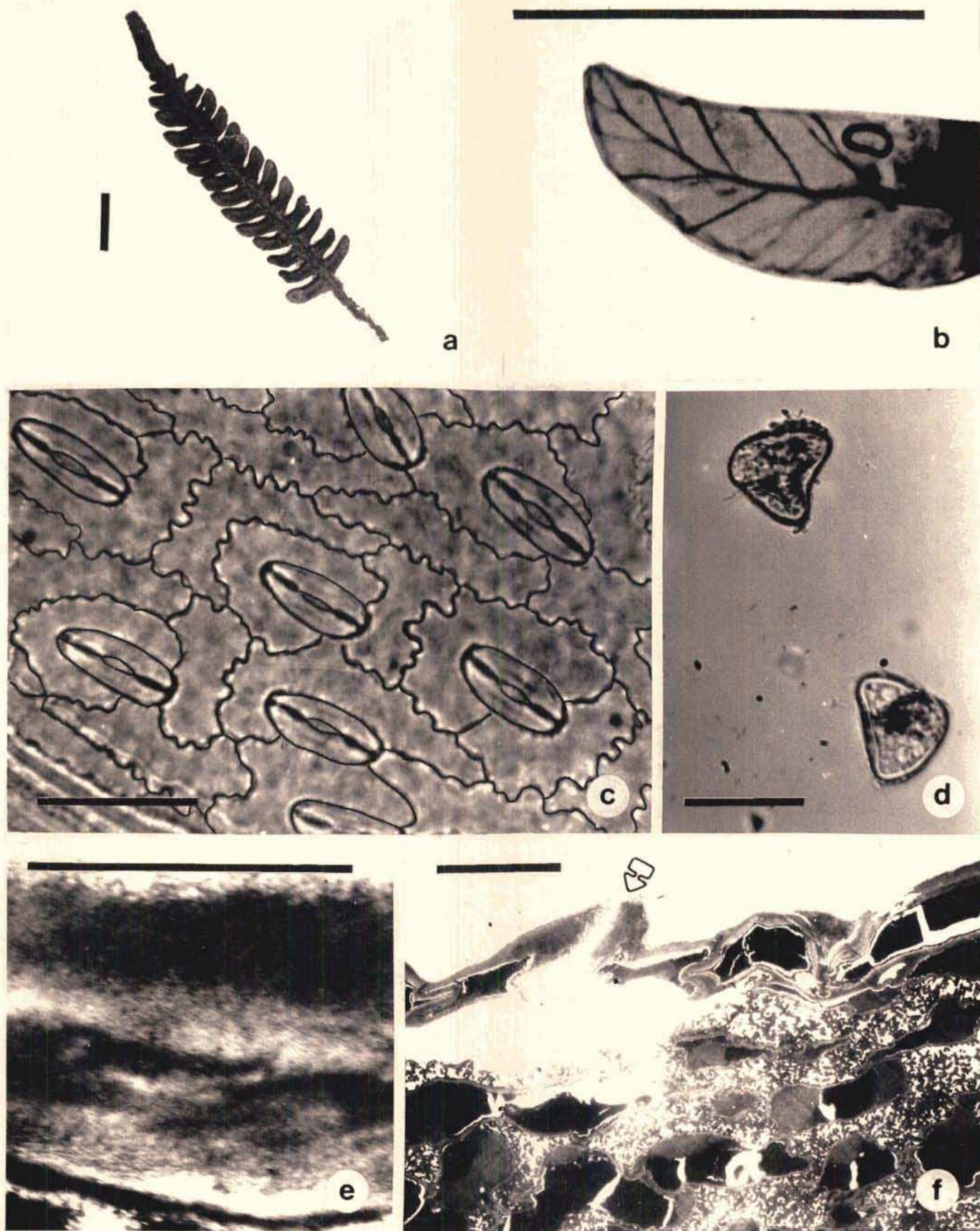


Lámina Nº 3: a - f: *Cyathea fuliginosa* Copel.: a, pinna, aspecto general; b, pinnula, detalle; c, estomas, detalle; d, espóra trilete vista con MO; e, pared externa de la epidermis observada con MET, detalle; f, CT de una pinnula observado con MET; estoma (flecha). Reglillas: a y b = 0.5 cm; c y d = 50 μ m; e = 1 μ m; f = 10 μ m.

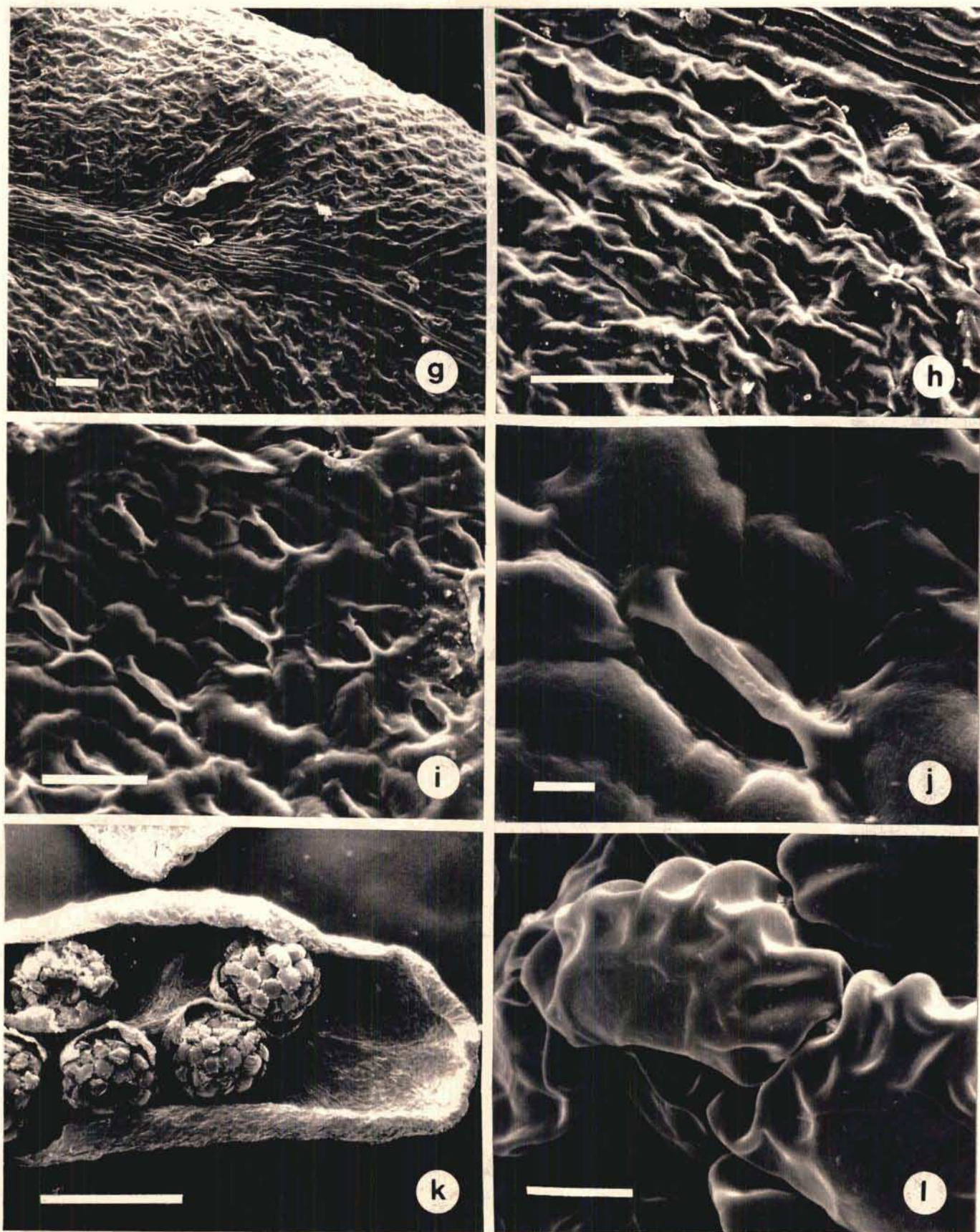


Lámina Nº 4: g - l: *Cyathea fuliginosa* Copel. con MEB: g, epidermis adx., aspecto general; h, células de la epidermis adx., detalle; i, epidermis abx., aspecto general; j, estoma, detalle; k, soros, aspecto general; l, esporangios, detalle. Reglillas: g y h = 100 μ m; i y l = 50 μ m; j = 10 μ m; k = 1000 μ m.

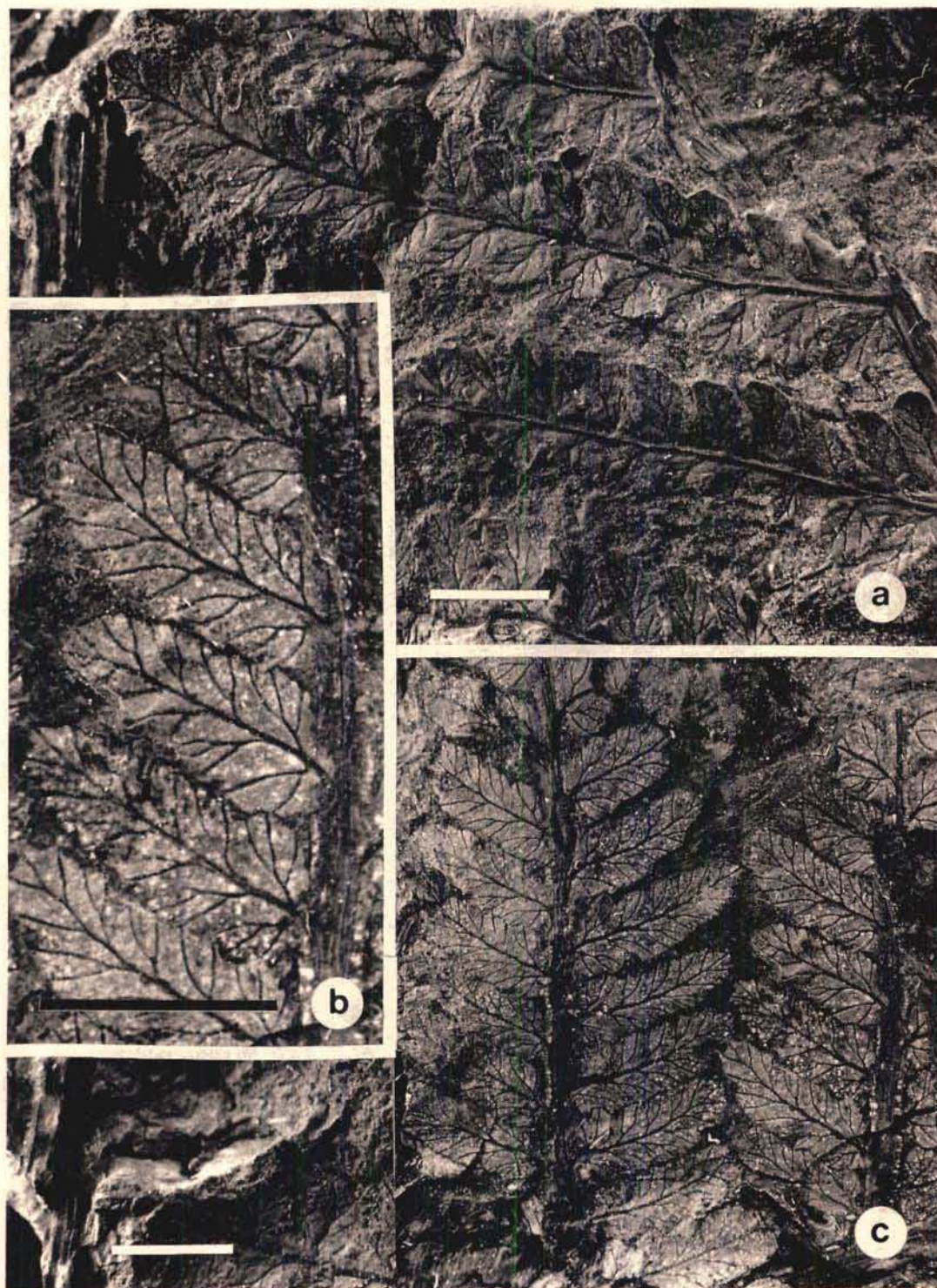


Lámina Nº 5: a - c: "Cladophlebis" tripinnata Archang. emend.: a, pinnulas apicales, aspecto general; b, pinnulas basales, detalle; c, pinnulas basales, aspecto general. Reglillas: a - c = 0.5 cm.

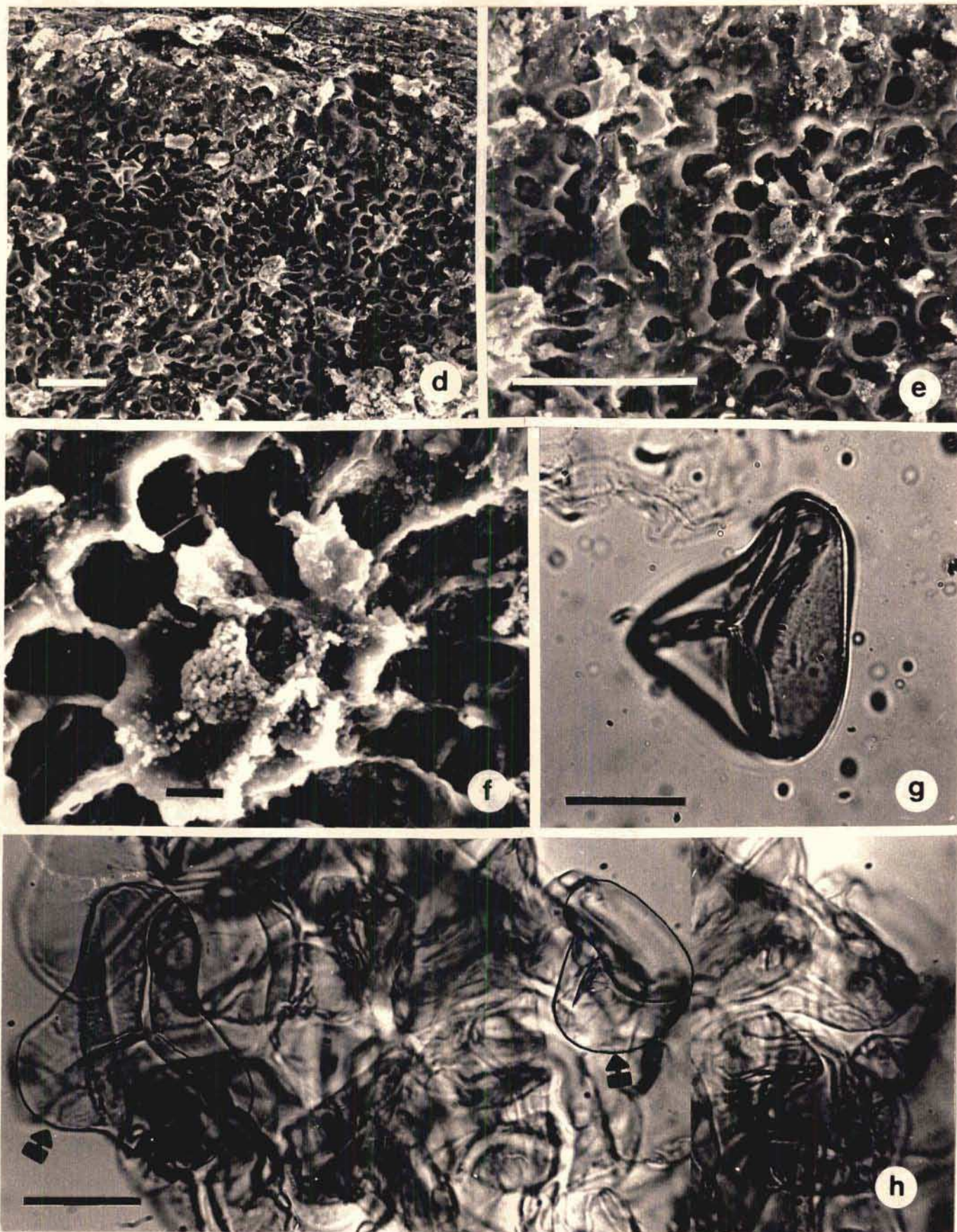
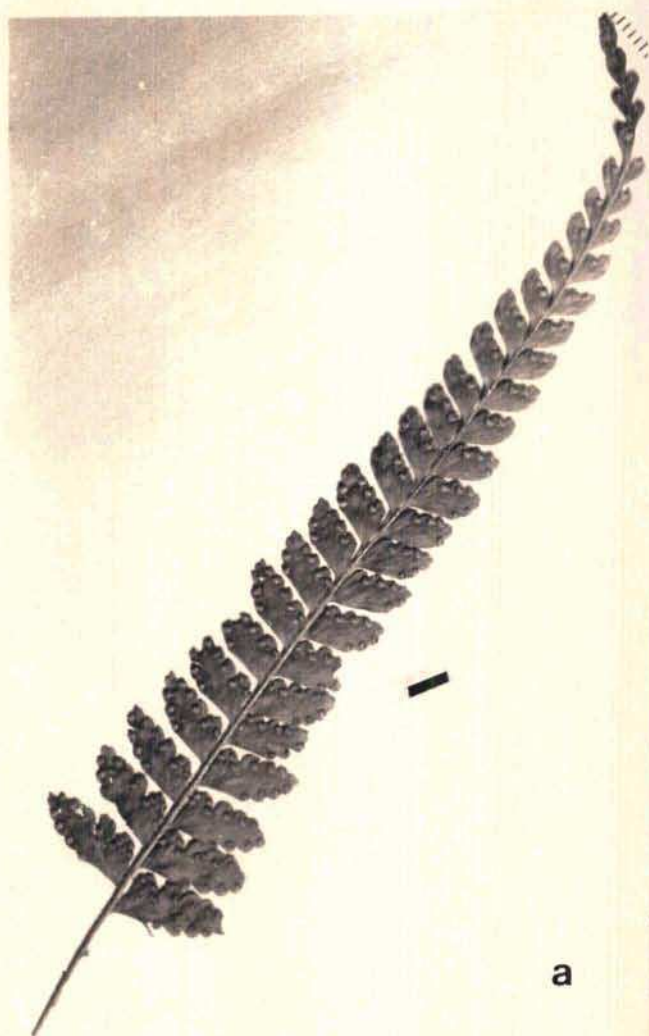


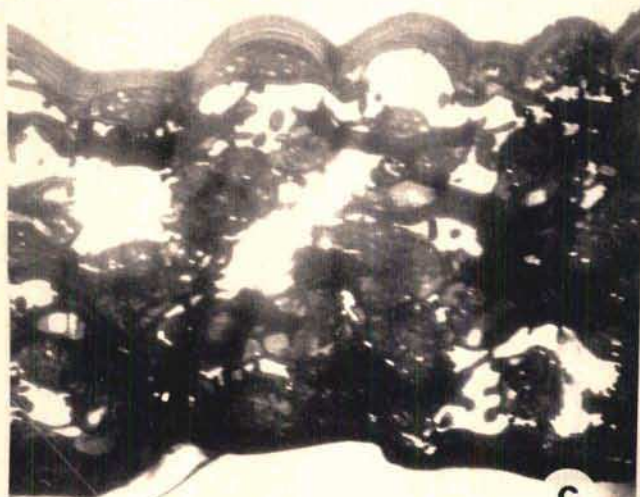
Lámina NO 6: d - h: "Cladophlebis" tripinnata Archang. emend.: d, superficie intervenosa de una pinnula; e, detalle de la anterior mostrando un esporangio; f, estructura de un esporangio, detalle; d, e y f observadas con MEB. g, espora trilete; h, másula de esporas trilete (flecha) y monolete (flecha). Reglillas: d y e = 100 μ m; f = 10 μ m; g y h = 20 μ m.



a



b



c



d

Lámina Nº 7: a - d: *Microlepidia strigosa* (Thunb.) Presl.: a, pinna, aspecto general; b, pinnula, detalle; c, CT de una pinnula observado con MET; d, pared externa de la epidermis observada con MET, detalle. Reglillas: a y b = 0.5 cm; c = 10 μ m; d = 1 μ m.

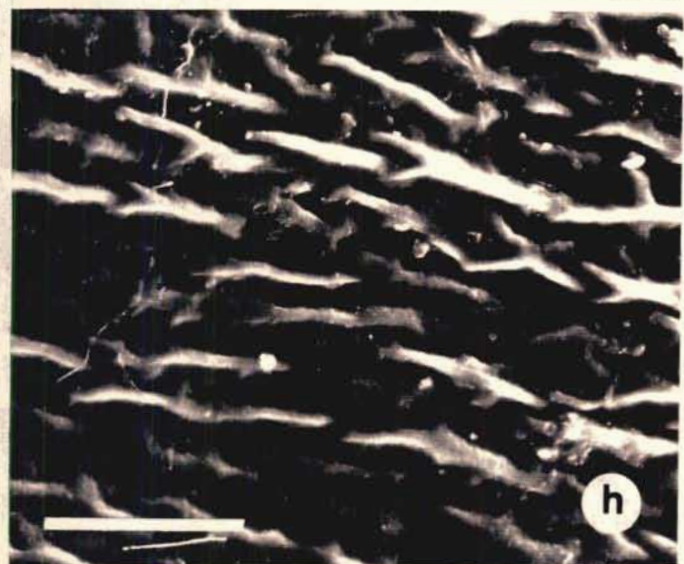
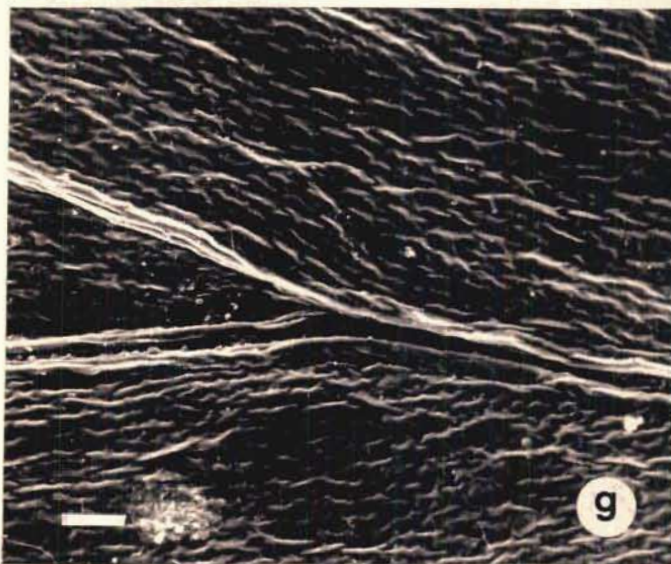
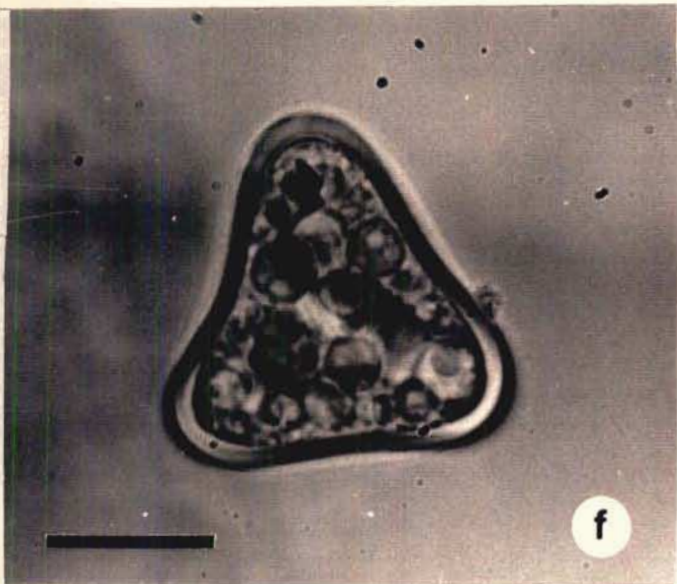
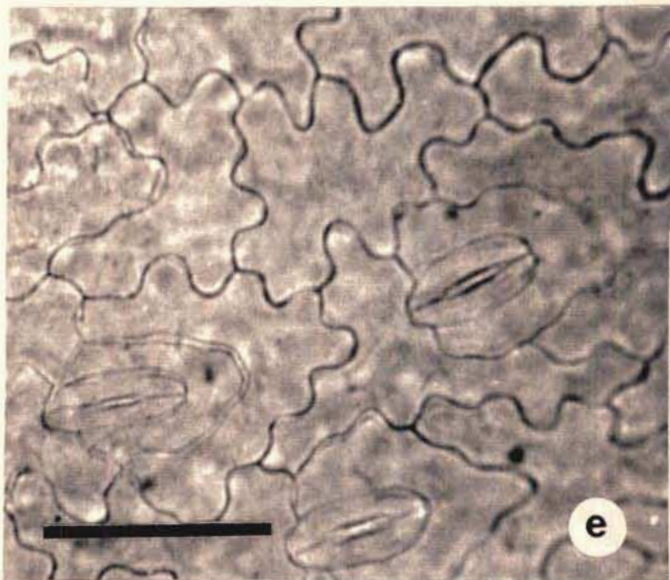


Lámina Nº 8: e - j: *Microlepiea strigosa* (Thunb.) Presl.: e, estomas, detalle; f, espora trilete vista con MO; g, epidermis adx., aspecto general; h, células de la epidermis adx., detalle; i, epidermis abx., aspecto general; j, estoma, detalle; g - j: Observadas con MEB. Reglillas: e e i = 50 μ m; f = 20 μ m; g y h = 100 μ m; j = 10 μ m.

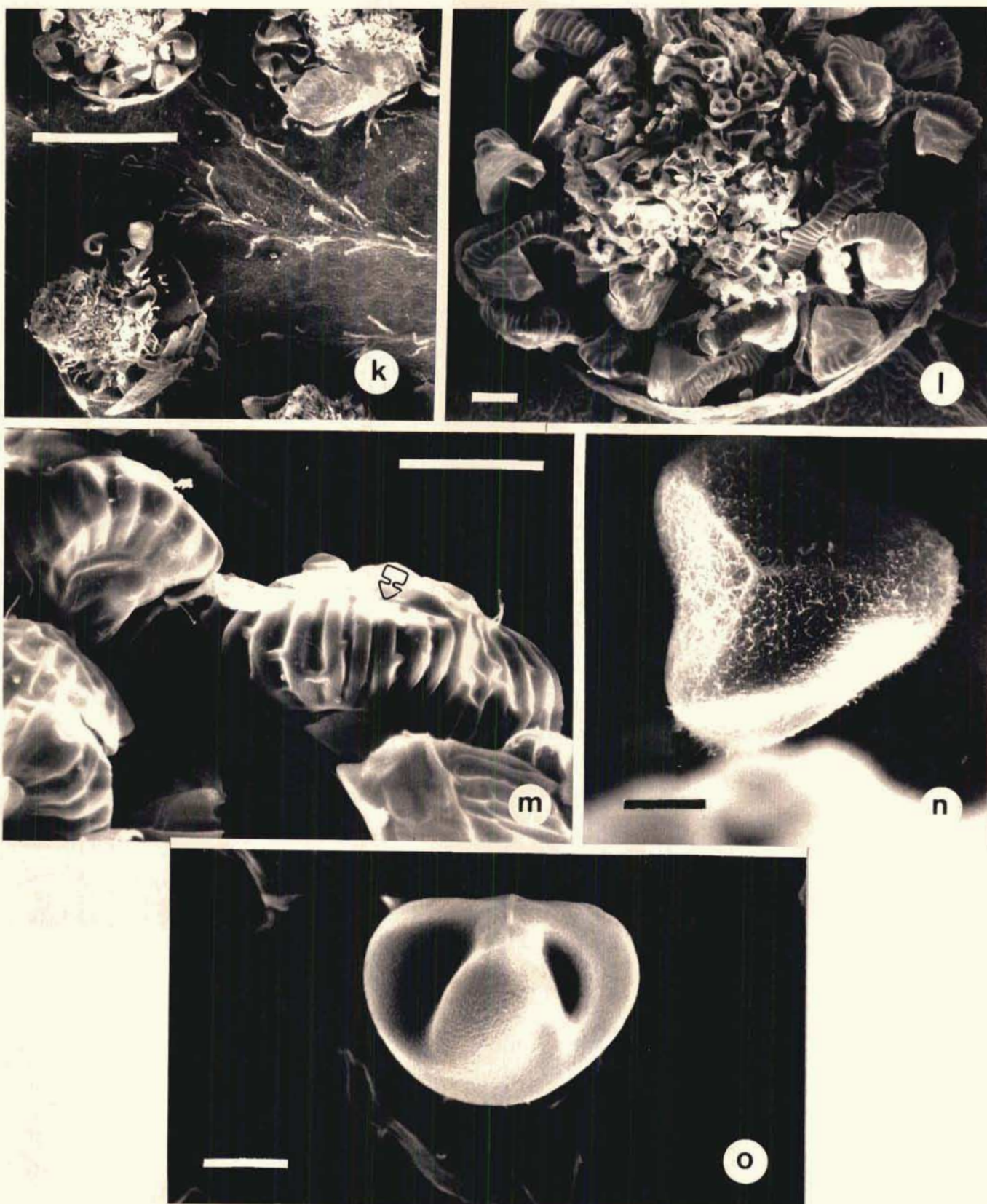


Lámina Nº 9: k - o: *Microlepiea strigosa* (Thunb.) Presl. con MEB: k, ubicación de los soros; l, soro con sus esporangios, detalle; m, anillo de un esporangio (flecha), detalle; n, espora trilete en vista polar; o, espora trilete en vista ecuatorial. Reglillas: k = 1000 μ m; l y m = 100 μ m; n y o = 10 μ m.

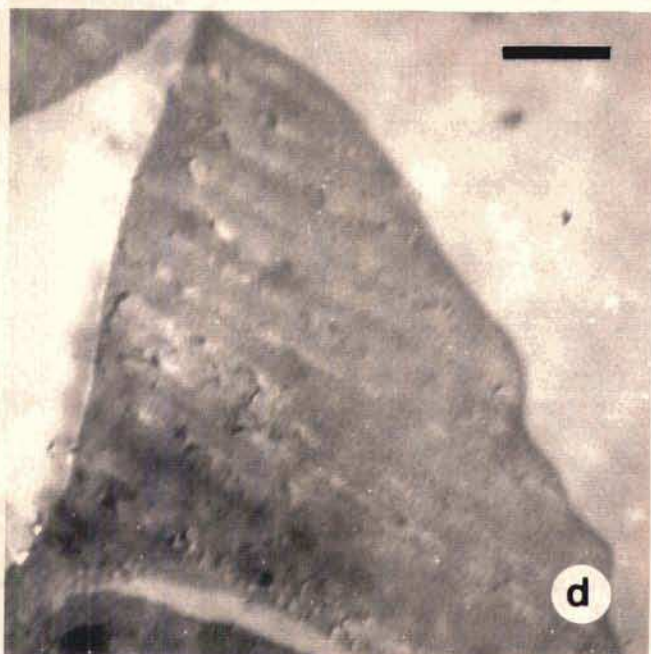
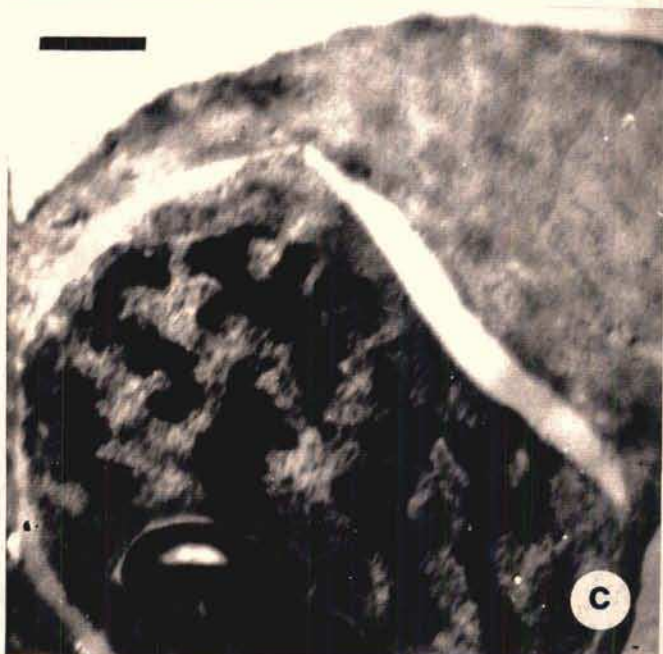
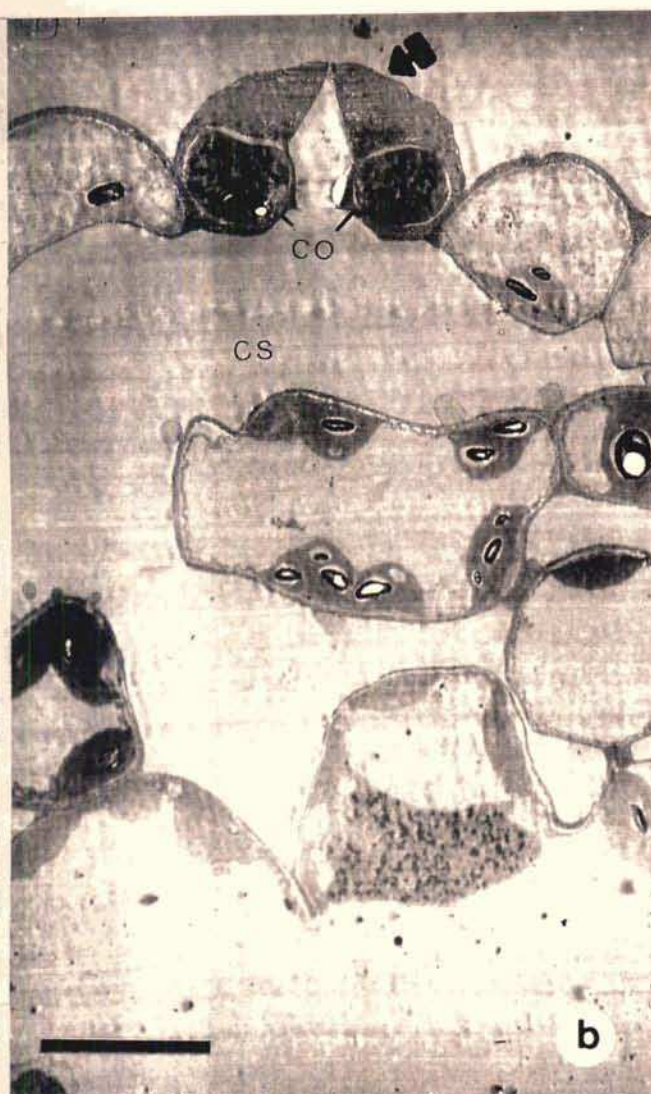


Lámina Nº 10: a - d: *Pteris* sp. L. con MET: a, CT de una pinnula; EI: epidermis abx.; M: mesófilo; ES: epidermis adx.; b, epidermis abx. con un estoma (flecha), detalle; CO: células oclusivas; CS: cámara subestomática; c, núcleo de una célula oclusiva, detalle; d, pared periclinal externa de una célula oclusiva, detalle. Reglillas: a y b = 10 μ m; c y d = 1 μ m.

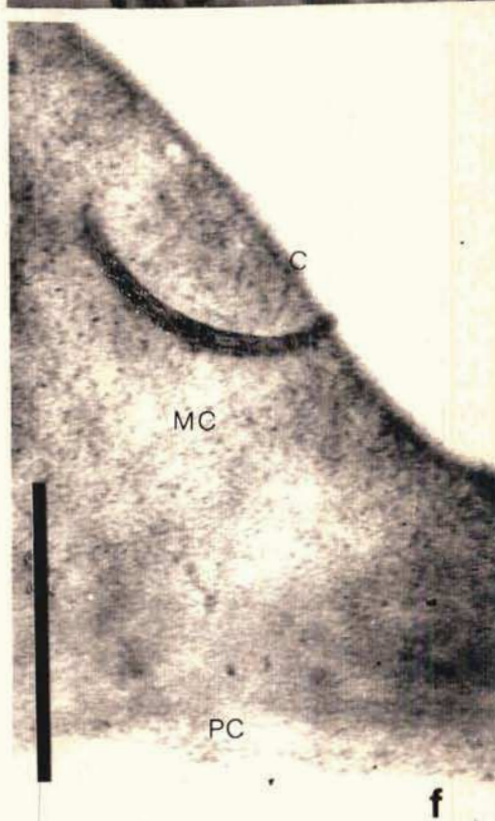
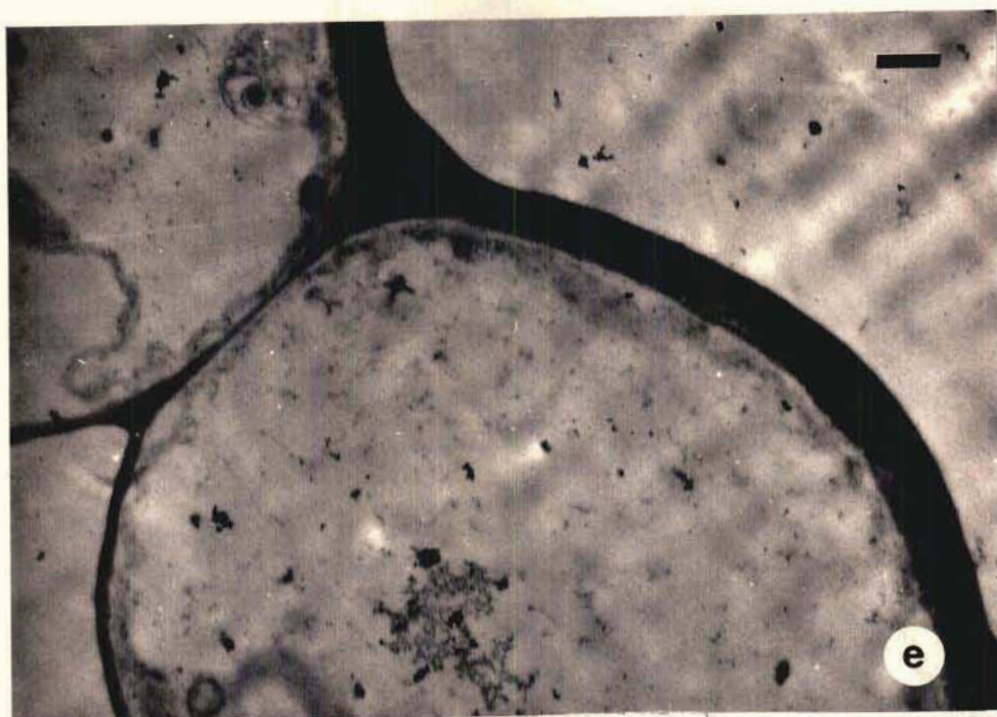


Lámina Nº 11: e - g: *Pteris* sp. L. con MET: e, pared externa de la epidermis, aspecto general; f, pared anticlinal externa, detalle; g, pared periclinal externa, detalle; C: Cutícula; MC: membrana cuticular; PC: pared celular. Reglillas: e - g = 1 μ m.

CAPITULO 5

DIVISION PTERIDOSPERMOPHYTA

ORDEN PTERIDOSPERMALES ?



CAPITULO 5

DIVISION: PTERIDOSPERMOPHYTA

ORDEN: PTERIDOSPERMALES ?

El orden Pteridospermales o de los "helechos con semillas" es el grupo más primitivo de gimnospermas que se conoce. Estas plantas que tuvieron frondes semejantes a helechos y desarrollaron semillas, vivieron desde el Devónico hasta el Cretácico Inferior.

Los primeros paleobotánicos que publicaron un trabajo sobre este Orden fueron Oliver y Scott en 1904, donde describieron material paleozoico compuesto por óvulos de tipo gimnospérmico (Lagenostoma) en conexión orgánica con frondes del tipo Lyginopteris Potonié.

Con anterioridad, ya se conocían otros datos de estos vegetales con características de Pteridófitas y Cycadales, por este motivo, Potonié (1899) las llamó Cycadofilices, en base a la evidencia anatómica y considerando a las plantas de este grupo como transicionales entre los Helechos y las Cycadales. Más tarde, Oliver y Scott las rebautizaron como Pteridospermae.

Las Pteridospermas Mesozoicas son especialmente significativas pues se cree que podrían haber dado origen a las primeras angiospermas (Taylor y Taylor, 1993).

Las pteridospermas tenían, en general, la apariencia de modernos helechos arborescentes, mientras que unas pocas eran rastreras o trepadoras, con tallos que se enrollaban alrededor de un eje. Los tallos presentaban externamente un tejido esclerenquimático que formaba una red fibrosa. En corte transversal, la médula presentaba desde protostelas a eustelas. Los haces vasculares poseían elementos traqueales con puntuaciones areoladas y células floemáticas con placas cribosas desarrolladas. El xilema primario era predominantemente mesarco,

se observaba la presencia de cambium, generador del xilema y floema secundario (Stewart y Rothwell, 1993).

Un gran número de plantas presentaba madera manoxílica, como en las Cycadales, eran de tamaño pequeño y poco ramificadas; las había también con madera picnoxílica, como en las Coniferales, siendo plantas grandes, de porte arbóreo y muy ramificadas (Long, 1979, 1987; Mapes, 1985).

Las frondes eran grandes y su raquis principal o pecíolo se dicotomizaba en la base y luego, cada una de las dos ramas resultantes, presentaba divisiones pinnadas. Las pínulas poseían una gruesa cutícula epidérmica.

Los megasporangios y los microsporangios se hallaban en frondes poco o nada modificadas. Los microsporofilos llevaban sus sacos polínicos agrupados en el extremo de sus ramificaciones o formando estructuras sinangiales compactas. Los granos de polen poseían una lesura trilete proximal y un colpo distal.

Los óvulos podían ser solitarios y disponerse en los márgenes de las pínulas o en el raquis de la pinna, aunque en muchos casos, el megasporofilo formaba una campana o cúpula que protegía a uno o varios óvulos sésiles o pedunculados, disponiéndose en el raquis de las pinnas o en los extremos de las pínulas.

La gran mayoría de las especies poseían óvulos en cúpulas y producían prepolen trilete (Meyer - Berthaud, 1989).

Género: Mesosingeria Archangelsky 1963

Archangelsky (1963) incluye a este género dentro del orden Pteridospermales caracterizándolo por tener frondes bipinnadas con pinnas ovales a lanceoladas e imparipinnadas. Pínulas oblongas a lanceoladas, de márgenes enteros, insertas al raquis con ángulo de 45 - 60°, alternas a subopuestas; en la base, el margen anadrómico es algo constricto, el catadrómico decurrente. Una vena entra a la pínula, bifurcándose una o dos veces con

ángulo agudo, todas las ramas llegan cerca del ápice. Epidermis gruesa y anfistomática. Aparatos estomáticos con 5 a 8 células subsidiarias que forman una proyección tubular de cutina. Células epidérmicas típicamente isodiamétricas, menos sobre los ráquises donde son rectangulares a cuadrangulares. Género descripto para el Cretácico Inferior de Argentina.

Especie Tipo: Mesosingeria coriacea Archangelsky 1963

Mesosingeria parva n. sp.

DIAGNOSIS: Fronde pinnada. Pinnulas alternas y elíptico - angostas, de 1.2 cm de largo y 0.4 cm de ancho, con márgenes enteros y ápice agudo. Venación acródroma, basal y perfecta. Venas escasamente visibles. Epidermis gruesa, con células rectangulares a isodiamétricas de bordes lisos. Presenta pelos unicelulares y estomas de 30 μ m de largo y 15 μ m de ancho. Aparato estomático del tipo actinocítico con 5 a 6 células subsidiarias y varias células peristomáticas que forman una proyección tubular alrededor del ostíolo. Ultraestructuralmente, la pared externa de la epidermis está compuesta por una membrana cuticular y una pared celular. La membrana cuticular está formada por una cutícula delgada, una capa superior compacta y una capa inferior alveolar.

HOLOTIPO: LP 6253; LP Pm 237 y BA Pb Pm 217, 218 y 255; BA Pb MEB 45 y 58 ; BA Pb MET 133 y 135.

LOCALIDAD TIPO: Estancia Bajo Grande, N.F. Araucarites.

DERIVATIO NOMINIS: El epíteto específico alude al tamaño reducido de sus frondes.

DESCRIPCION: La pinna secundaria es de largo variable y 2 cm de

ancho disminuyendo hacia el ápice; el raquis es chato, recto y de 1 mm de ancho (Lám. 12, fig. a).

Las pinnulas son alternas, simétricas, elíptico - angostas, de 1.2 cm de largo y 0.4 cm de ancho. El ápice es agudo, la base decurrente, en especial, en el sector catadrómico, los márgenes son enteros y el ángulo de inserción de 45°. La epidermis es muy gruesa y de textura coriácea. La venación es acródroma, basal y perfecta, con venas escasamente visibles, aparentemente serían dos venas principales que se ramifican una o dos veces a lo largo de su recorrido (Lám. 12, fig. b).

Observada con MO y MEB la pinnula presenta su superficie cubierta por ceras epicuticulares (Lám. 12, fig. f). La epidermis adx. está formada por células rectangulares a isodiamétricas de 28 - 42 μm de largo y 20 - 28 μm de ancho, dispuestas irregularmente, menos sobre las venas donde adoptan una disposición regular y paralela a las mismas. Poseen contornos lisos y paredes muy engrosadas de 3 μm de ancho. En algunos sectores, generalmente cercanos a las venas, presenta células de paredes sumamente engrosadas que pueden llegar a ocupar la totalidad de la cavidad protoplasmática (Lám. 13, fig. j). La superficie celular es granulosa. Se observan escasos estomas y bases de pelos (Lám. 12, fig. g; y lám. 13, fig. i).

La epidermis abx. está formada por células rectangulares a isodiamétricas de 28 - 45 μm de largo y 14 - 20 μm de ancho, dispuestas irregularmente, salvo sobre las venas, donde adoptan una disposición regular y paralela a las mismas. Poseen contornos lisos y paredes de 2 μm de ancho, menos engrosadas que las adx. La superficie celular es granulosa (Lám. 12, fig. c; y lám. 13, fig. k).

La epidermis abx. presenta gran cantidad de estomas irregularmente distribuidos en toda su superficie (Lám. 13, fig. h). El aparato estomático es del tipo actinocítico, con 5 a 6 células subsidiarias isodiamétricas y varias células peristomáticas que forman en conjunto una proyección tubular alrededor del ostíolo (Lám. 12, fig. d; lám. 13, fig. l; y lám.

14, fig. n). Esta proyección tubular posee paredes de 3 μm de ancho, 14 μm de alto y una abertura de 11 - 15 μm de diámetro, en cuyo fondo se encuentran las células oclusivas (Lám. 12, fig. e). Estas son reniformes, con paredes engrosadas, midiendo 30 μm de largo y 15 μm de ancho (Lám. 13, fig. m; y lám. 14, fig. o). Índice estomático: 10.7.

Finalmente, se observan abundantes bases de pelos de 11 μm de diámetro y paredes de 3 a 7 μm de ancho.

El CT de una pínula observado con MET presenta la pared externa de la epidermis compuesta por una membrana cuticular gruesa (Lám. 14, fig. p). Esta membrana está formada por una cutícula de 0.5 μm de espesor, por debajo de la misma encontramos dos capas; la superior de 3.5 μm de espesor, continua y compacta, y la inferior, alveolar, de 7.0 μm de espesor (Lám. 14, fig. q). Esta capa alveolar está formada por espacios o lagunas irregulares, de tamaños muy diversos, que se hallan unidas entre sí por un trama abierta y esponjosa, que a su vez deja pequeños espacios (Lám. 15, figs. s y u). También, en esta capa inferior, se observan zonas formadas por laminillas superpuestas y paralelas a la superficie (Lám. 14, fig. q). Finalmente, encontramos una última capa continua y compacta, de 1.5 μm de espesor que correspondería a los restos de la pared celular (Lám. 14, fig. q).

En el ángulo de unión de dos células vecinas, la membrana cuticular posee una capa superior muy desarrollada, mientras que la alveolar es más delgada y se continúa con la pared celular.

La proyección tubular de los estomas está formada por 5 o más células subsidiarias y varias células peristomáticas superpuestas, con una altura interna promedio de 36.5 μm (Lám. 14, fig. p). Las superficies externas e internas de esta protuberancia están tapizadas por una cutícula muy desarrollada, que va disminuyendo su grosor a medida que se acerca a las células oclusivas (Lám. 14, fig. p). La capa superior de la membrana cuticular también disminuye su grosor hasta hacerse muy delgada después del primer tercio superior de la protuberancia.

Los dos tercios restantes que median hasta las células oclusivas, poseen una membrana cuticular dominada por la capa inferior, con alveolos de muy diversos tamaños, que van disminuyendo su diámetro a medida que se alejan de la pared de dicha protuberancia (Lám. 15, fig. r). Las células oclusivas están representadas solamente por las paredes periclinales externas, que se hallan engrosadas principalmente por el desarrollo de la capa inferior de la membrana cuticular (Lám. 14, fig. p).

El siguiente cuadro resume los caracteres anteriormente descriptos (Cuadro Nº 5).

CUADRO DE CARACTERES

| Caracteres | <i>Mesosingeria parva</i> F. |
|----------------------|---------------------------------|
| Forma de vida | arborescente |
| Frondes | 2 - pinnadas |
| Pinnas | imparipinnadas |
| Pínnulas: posición | alterna |
| forma | simétrica elíptico - angosta |
| ápice | agudo |
| base | decurrente |
| márgenes | enteros |
| textura | coriácea |
| venación | acródroma, basal y perfecta |
| venas principales | 2, ramificadas |
| Ceras epicuticulares | abundantes |
| Epidermis: células | rectangulares a isodiamétricas |

| | |
|--------------------------|--|
| paredes | rectas y muy engrosadas |
| Pared ext. epidermis | cutícula delgada |
| | capa sup. compacta capa inf. alveolar |
| | pared celular gruesa |
| Ornamentación epidermis | posee pelos |
| Aparato estomático: tipo | actinocítico |
| Células oclusivas | muy hundidas |
| Células subsidiarias | 5 a 6 |
| Índice estomático | 10.7 |

Comparaciones Interespecíficas

Mesosingeria parva n. sp. se diferencia de las otras especies halladas en la Formación Baqueró por los siguientes caracteres: M. coriacea Archang. (1963) posee ápice acuminado, epidermis más gruesa y estomas, células subsidiarias y bases de pelos de mayor tamaño; M. herbstii Archang. (1963) posee pinnulas y pelos de mayor tamaño; M. mucronata Archang. (1963) posee pinnulas imbricadas, oblongo - lanceoladas, mucronadas y de menor tamaño, epidermis más gruesa y carece de pelos; M. obtusa Archang. (1963) posee pinnulas de mayor tamaño y ápice obtuso; M. striata Archang. (1963) posee pinnulas, células epidérmicas y estomas de mayor tamaño, (Cuadro Nº 6).

| Especies | Tamaño pínulas | Apice | Tamaño estomas | Tamaño pelos |
|---------------------|----------------|-----------|----------------|-------------------|
| <u>M. parva</u> | 1.2 cm | agudo | 30 μ m | 11 μ m de dm. |
| <u>M. coriacea</u> | igual | acuminado | mayor | mayor |
| <u>M. herbstii</u> | mayor | agudo | igual | mayor |
| <u>M. mucronata</u> | menor | mucronado | igual | no posee pelos |
| <u>M. obtusa</u> | mayor | obtusos | igual | igual |
| <u>M. striata</u> | mayor | agudo | mayor | igual |

CONSIDERACIONES FINALES

Mesosingeria Archangelsky (1963) y Pachypteris (Brongniart) Harris (1964), son los únicos géneros que fueron considerados como representantes del orden Pteridospermales en la Formación Baqueró.

Las frondes del género Mesosingeria se destacan por poseer a nivel cuticular, caracteres gimnospermicos muy marcados que pueden relacionarlas con las Cycadales (ver Capítulo 11).

Las pínulas de este género presentan una superficie pequeña y lisa cubierta por abundantes ceras epicuticulares. Sus márgenes son enteros y su textura coriácea. Las células epidérmicas poseen paredes rectas y muy engrosadas. Ultraestructuralmente, la pared externa de la epidermis está constituida por una membrana cuticular gruesa y restos de la pared celular. Los aparatos estomáticos son del tipo actinocítico, donde las células oclusivas se hallan protegidas por un reborde cuticular elevado,

formado por 5 a 6 células subsidiarias y varias células vecinas, que se superponen para formar la pared de este reborde, permitiendo la existencia de una profunda cámara epistomática. El índice estomático es bajo (Cuadro Nº 5).

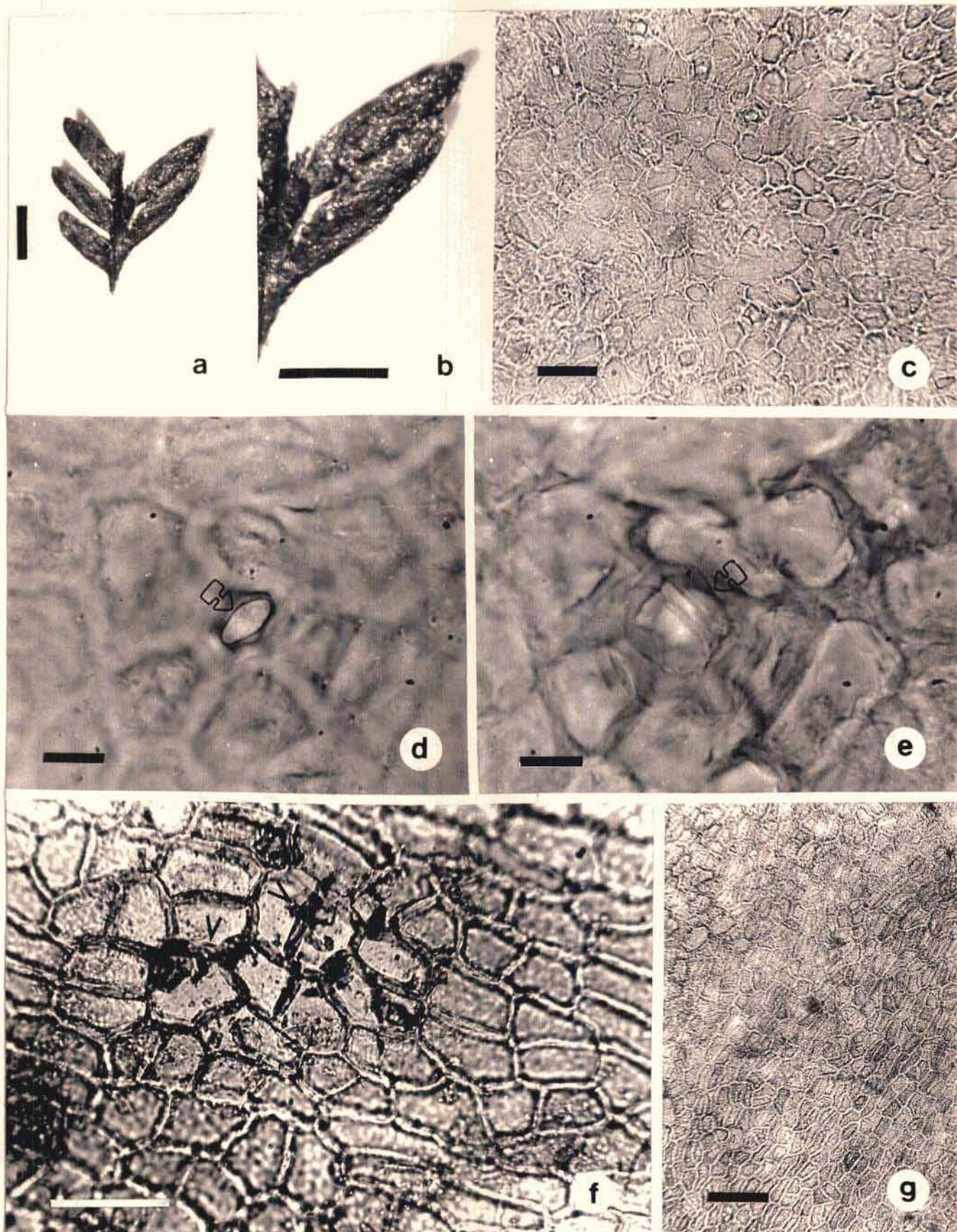


Lámina Nº 12: a - g: Mesosingeria parva n. sp.: a, holotipo, aspecto general; b, pinnulas, detalle; c, epidermis abx., aspecto general; d, entrada a la cámara epistomática (flecha), detalle; e, células oclusivas de un estoma (flecha), detalle; f, presencia de ceras epicuticulares (flechas); g, epidermis adx., aspecto general. Reglillas: a y b = 0.5 cm; c y g = 100 μ m; d y e = 10 μ m; f = 50 μ m.

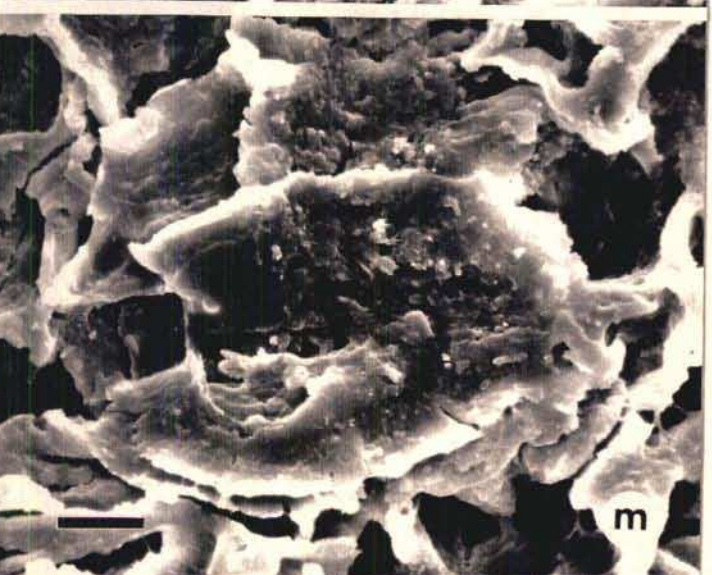
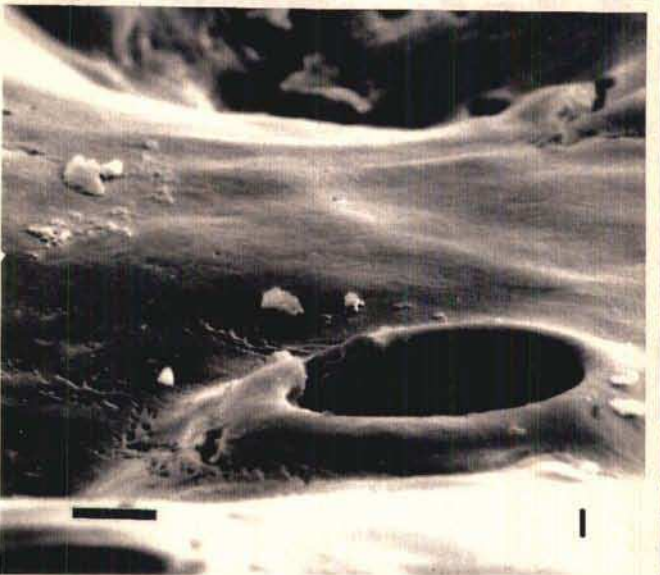
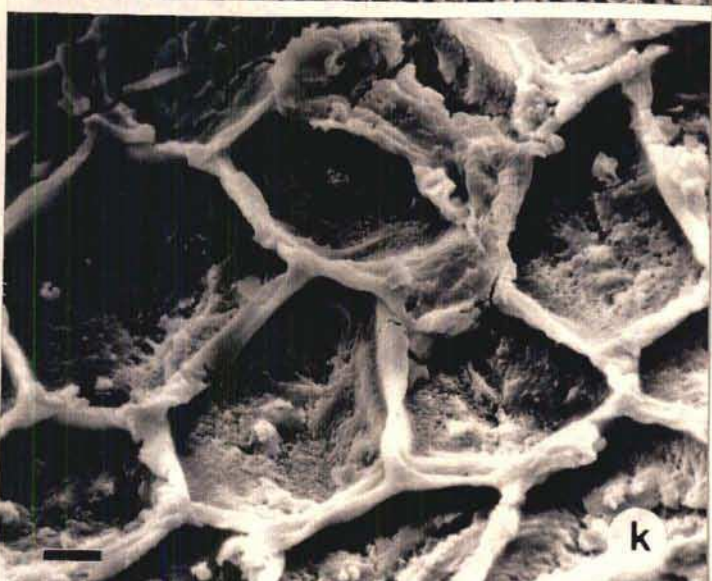
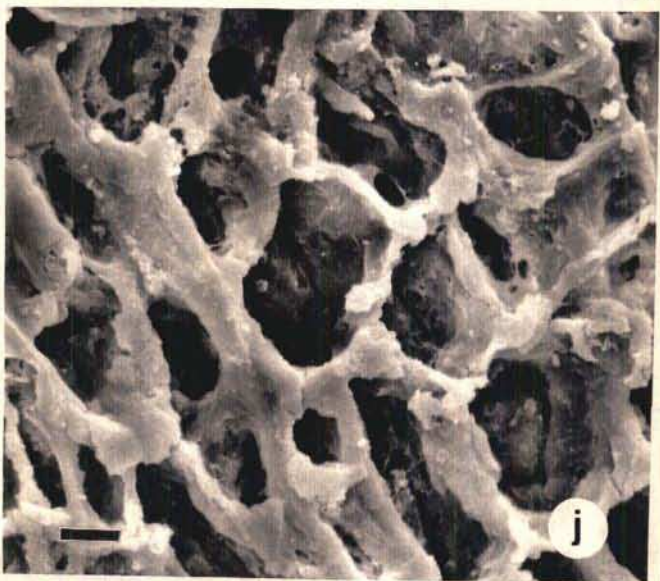
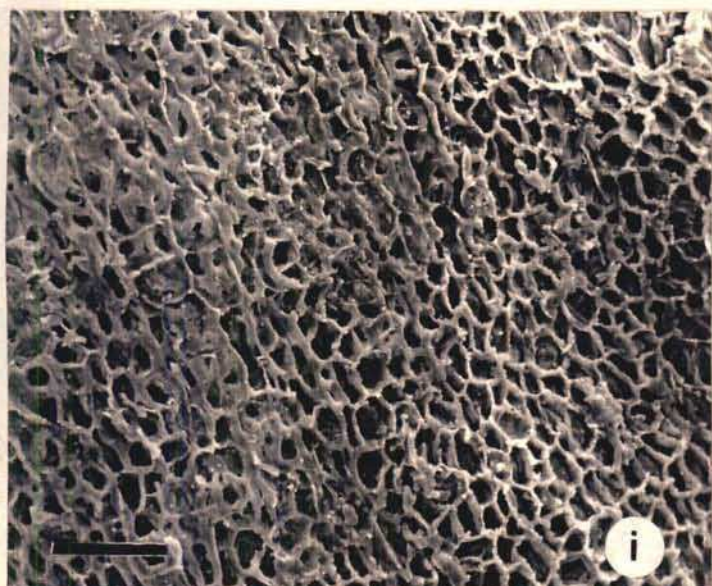
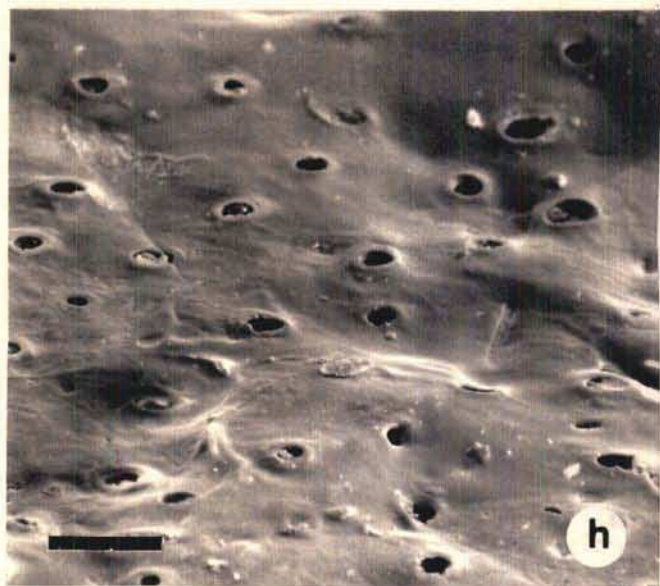


Lámina Nº 13: h - m: Mesosingeria parva n. sp. con MEB: h, distribución de los estomas; i, epidermis adx., aspecto interno; j, engrosamiento de las paredes celulares, detalle; k, superficie celular granulosa, detalle interno; l, entrada a la cámara epistomática, detalle; m, células oclusivas de un estoma, detalle. Reglillas: h e i = 100 μ m; j y k = 10 μ m; l y m = 5 μ m.

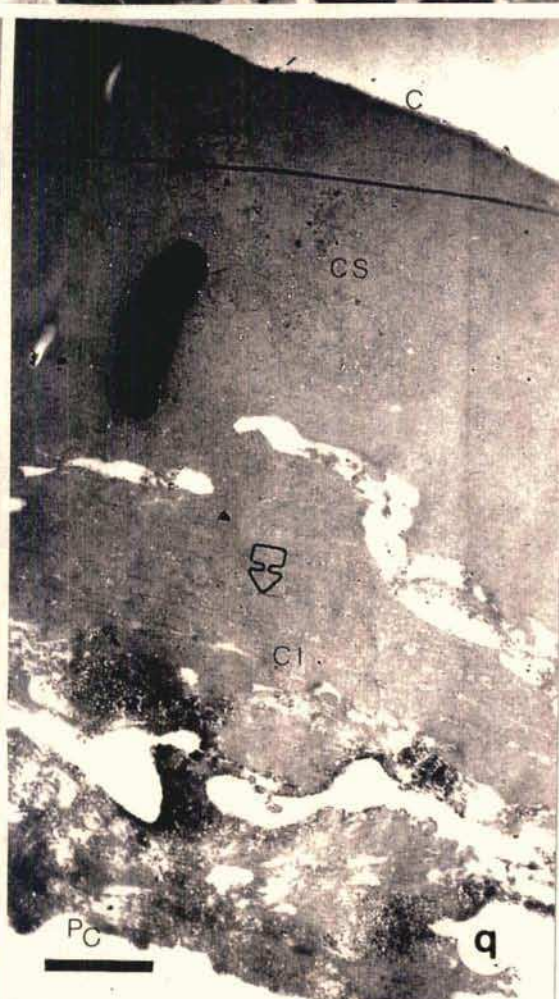
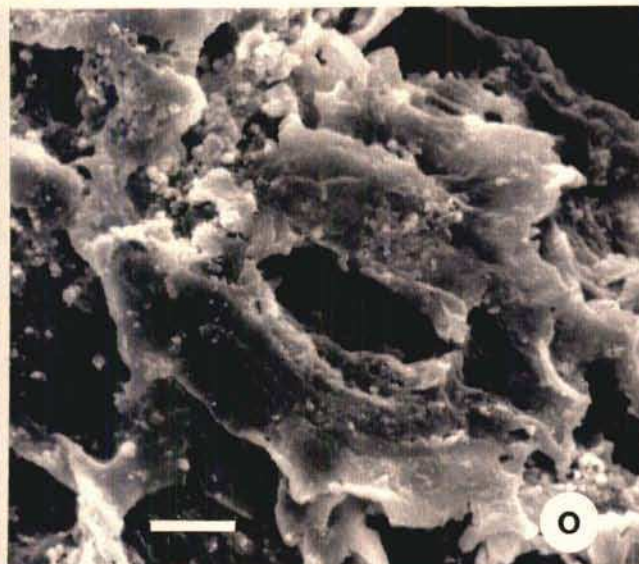
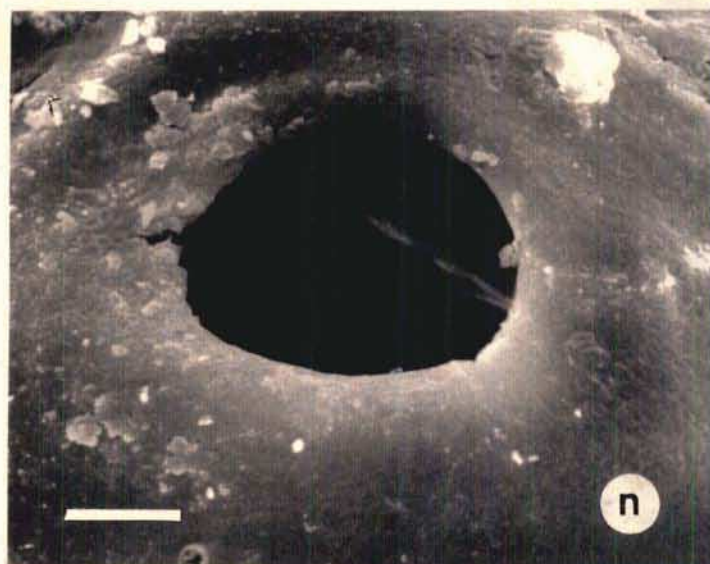


Lámina Nº 14: n - q: Mesosingeria parva n. sp.: n, entrada a otra cámara epistomática, detalle; o, células oclusivas de otro estoma, detalle; n y o: Observadas con MEB. p, CT de un estoma; CO: células oclusivas; q, pared externa de la epidermis, detalle; C: cutícula; CS: capa superior; CI: capa inferior con laminillas (flecha); PC: pared celular; p y q: Observadas con MET. Reglillas: n y o = 5 μ m; p = 10 μ m; q = 1 μ m.

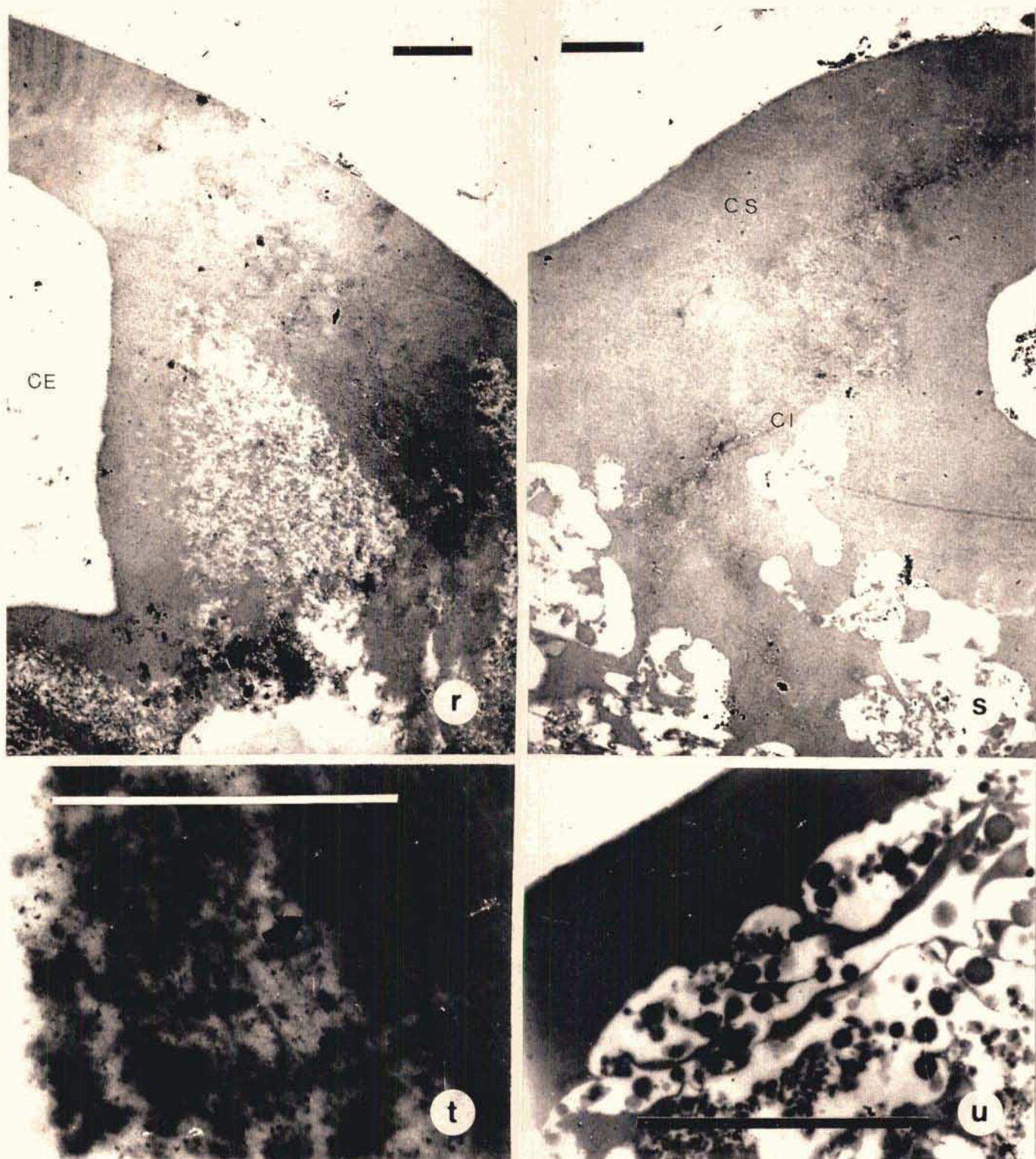


Lámina Nº 15: r - u: Mesosingeria parva n. sp. con MET: r, CT de la pared externa de la epidermis a la altura de la cámara epistomática (CE); s, capas superior (CS) e inferior (CI) de la membrana cuticular, detalle; t, interfase capa superior - capa inferior (flecha), detalle; u, capa inferior, detalle. Reglillas: r - u = 1 μ m.

CAPITULO 6

DIVISION PTERIDOSPERMOPHYTA

ORDEN CAYTONIALES



CAPITULO 6

DIVISION: PTERIDOSPERMOPHYTA

ORDEN: CAYTONIALES

El orden Caytoniales fue descrito por primera vez por Hamshaw Thomas (1925), quien lo aplicó a compresiones del Jurásico Medio encontradas en Cayton Bay, Yorkshire (Inglaterra), remarcando que este Orden acercaba las Pteridospermas a las Angiospermas, en particular, porque sus órganos reproductores poseían un mecanismo de polinización más evolucionado. En relación a este mecanismo, varios autores, entre ellos Andrews (1961), ven a las Caytoniales como un grupo de plantas más evolucionado que las Pteridospermales. En las Caytoniales, el órgano que encierra a la semilla podría ser el precursor del carpelo de las Angiospermas (Doyle, 1978).

Fue un Orden estrictamente mesozoico y se desarrolló desde el Triásico Superior hasta el Cretácico Inferior, conociéndoselo en base a compresiones de hojas y fructificaciones masculinas y femeninas (Archangelsky, 1970). Si bien, se desconocen sus tallos o troncos, se cree que tenían el aspecto de pequeños árboles con tallos ramificados.

Las hojas podían ser palmadas o pinnadas, con una cutícula delicada. El microsporofilo consistía en una hoja modificada, formada por un eje delgado con ramificaciones pinnadas de cuyos extremos colgaban 1 a 3 microsporangios alargados (Harris, 1941). Los granos de polen eran pequeños y bisacados, con un sulco en la cara distal (Zavada y Crepet, 1986).

El megasporofilo también consistía en una hoja modificada, formada por un eje delgado con cúpulas o receptáculos multiovulados, dispuestos en pares subopuestos (Harris, 1964). Cada cúpula contenía 8 a 30 óvulos ortótropos.

Género: Ruflorinia Archangelsky 1963

Archangelsky (1963) describió a las hojas de este género como frondes por lo menos tripinnadas, con un raquis liso o acanalado. Pinnae alternas a subopuestas, lineal - lanceoladas, imparipinnadas. Pinnulas alternas a subopuestas confluentes en la base, de márgenes enteros, insertadas en ángulo agudo, con una vena media decurrente y pocas venas laterales simples. Ambas cutículas del mismo grosor. Estomas mono a policíclicos ubicados en la epidermis abx. Género descripto para el Cretácico Inferior de Argentina.

Especie Tipo: Ruflorinia sierra Archangelsky 1963

Ruflorinia papillosa n. sp.

DIAGNOSIS: Frondes bipinnadas. Pinnae secundarias alternas a subopuestas, imparipinnadas, de 2.5 cm de largo y 0.6 cm de ancho. Pinnulas alternas, elíptico - angostas, de 0.3 cm de largo y 0.1 cm de ancho, con ápice agudo y márgenes enteros. Venación craspedódroma simple. Epidermis formada por células rectangulares a isodiamétricas con paredes marcadamente sinuosas. Estomas ubicados en la epidermis abx. Los aparatos estomáticos son del tipo actinocítico, miden 78 μ m de largo y 52 μ m de ancho y poseen 6 a 9 células subsidiarias que se unen entre sí y se elevan formando una roseta de papilas. No se observan pelos. Ultraestructuralmente, la pared externa de la epidermis está compuesta por una membrana cuticular y una pared celular. La membrana cuticular está formada por una cutícula delgada, una capa superior laminar y una capa inferior alveolar.

HOLOTIPO: BA Pb 11539; BA Pb Pm 219, 220, 221, 226, 231, 232 y 256; BA Pb MEB 46; BA Pb MET 96 y 97.

PARATIPO: BA Pb 11540; BA Pb Pm 222, 223, 224 y 225.

LOCALIDAD TIPO: Estancia Bajo Tigre, N.F. BTA.

DERIVATIO NOMINIS: El epíteto específico alude a la presencia de papilas en su epidermis inferior.

DESCRIPCION: Las frondes son bipinnadas. La pinna primaria tiene un largo variable y 3.5 - 4 cm de ancho, que disminuye hacia el ápice, el raquis es recto, de 0.1 cm de ancho.

Las pinnas secundarias son alternas a subopuestas, lineal - lanceoladas, imparipinnadas, de 2 - 2.5 cm de largo y 0.4 - 0.6 cm de ancho. Poseen un ángulo de inserción de 60°. El raquis es recto, decurrente, de 0.5 mm de ancho (Lám. 16, fig. a).

Las pínulas son alternas, simétricas, elíptico - angostas, de 0.3 cm de largo y 0.1 cm de ancho. Poseen ápice agudo, base decurrente, márgenes enteros, textura membranácea y ángulo de inserción de 45°. Venación craspedódroma simple. Vena media derecha y ramificada, venas secundarias poco visibles (Lám. 16, fig. b).

Observada con MO y MEB la pínula presenta su superficie cubierta por ceras epicuticulares (Lám. 16, fig. d). La epidermis adx. está formada por células rectangulares a isodiamétricas de 26 - 57 μm de largo y 21 - 26 μm de ancho, con sinuosidades muy marcadas de 5 μm de profundidad y 4.5 μm de ancho. Las células se hallan dispuestas en hileras irregulares. Sobre las venas, las células presentan paredes menos sinuosas y una disposición en hileras regulares y paralelas a las mismas. La superficie celular es lisa y está libre de estomas, pelos y papilas.

La epidermis abx. está formada por células rectangulares a isodiamétricas de 29 - 57 μm de largo y 13 - 23 μm de ancho, con paredes más gruesas y menos sinuosas que las de la epidermis adx. (Lám. 17, fig. i). Se presentan en hileras regulares, paralelas a las venas, siendo sus paredes casi rectas sobre las mismas. La superficie celular es lisa y no posee pelos.

Los estomas se presentan en hileras paralelas a las venas (Lám. 17, figs. f y g). El aparato estomático es del tipo actinocítico, compartiendo las células subsidiarias entre dos estomas vecinos, mide 78 μm de largo y 52 μm de ancho y posee de 6 a 9 células subsidiarias. La superficie de estas células presenta fuertes pliegues que se unen entre sí y se elevan sobre las células oclusivas para formar una roseta de papilas de paredes estriadas y ápices achatados (Lám. 16, figs. c y e; y lám. 17, figs. h y j). Cada papila tiene una altura 10 μm y un diámetro de 7 - 10 μm (Lám. 17, fig. k).

Las células oclusivas son reniformes y se encuentran hundidas respecto de las subsidiarias. Índice estomático: 9.3.

El CT de una pinnula observada con MET presenta la pared externa de la epidermis compuesta por una membrana cuticular algo engrosada (Lám. 18, fig. l; y lám. 19, figs. p y r). Esta membrana está formada por una delgada cutícula de 0.25 μm de espesor. Por debajo de la anterior, se hallan dos capas netamente diferenciadas: la superior, de 0.5 μm de espesor, de aspecto laminar, adoptando las laminillas una disposición perpendicular u oblicua a la superficie de la cutícula (Lám. 19, fig. s). Con gran aumento, esta disposición se observa desordenada, con lamelaciones recurvadas y de diferentes espesores, llegando en algunos casos a formar ángulos agudos (Lám. 19, fig. t). La capa inferior, de 1.0 μm de espesor, presenta un aspecto alveolar, con lagunas de distintos tamaños que permiten dividirla en dos subcapas: una superior, de espacios muy grandes y tejido muy abierto; y una inferior, con espacios pequeños y tejido también abierto, que dan al conjunto una apariencia muy laxa y esponjosa (Lám. 19, figs. p y q). Finalmente, encontramos una capa continua y compacta, de 0.25 μm de espesor, que correspondería a los restos de la pared celular.

En el ángulo de unión de dos células vecinas, la membrana cuticular posee la capa superior más desarrollada, mientras que la capa inferior se proyecta hacia el interior, entre las paredes anticlinales de las células (Lám. 18, fig. m).

Las papilas presentan la misma organización cuticular que el resto de las células epidérmicas (Lám. 18, figs. 1, n y o).

Las células oclusivas poseen un mayor desarrollo de la capa laminar en las paredes periclinales externas, mientras que la capa alveolar se halla homogéneamente distribuida en toda la superficie de las subsidiarias.

El siguiente cuadro presenta un resumen de los caracteres descriptos (Cuadro Nº 7).

CUADRO DE CARACTERES

| Caracteres | <i>Ruflorinia papillosa</i> F. |
|----------------------|-----------------------------------|
| Forma de vida | arbustiva ? |
| Frondes | 3 - pinnadas |
| Pinnas | imparipinnadas |
| Pínnulas: posición | alterna |
| forma | simétricas elíptico - angostas |
| ápice | agudo |
| base | decurrente |
| márgenes | enteros |
| textura | membranácea |
| venación | craspedódroma simple |
| vena media | derecha y ramificada |
| venas secundarias | poco visibles |
| Ceras epicuticulares | abundantes |
| Epidermis: células | rectangulares a isodiamétricas |

| | |
|--------------------------|---|
| paredes | muy sinuosas |
| Pared ext. epidermis | cutícula delgada |
| | capa sup. laminar capa inf. alveolar |
| | pared celular delgada |
| Ornamentación epidermis | adx.: lisa abx.: papilosa |
| Aparato estomático: tipo | actinocítico |
| Células oclusivas | hundidas |
| Células subsidiarias | 6 a 8 (forman una roseta de papilas) |
| Índice estomático | 9.3 |

Comparaciones Interespecíficas

Ruflorinia papillosa n. sp. se diferencia de las otras dos especies descritas por Archangelsky (1963, 1964) para la Formación Baqueró, por los siguientes caracteres: R. pilifera Archang. (1964) posee pínulas y estomas de mayor tamaño, mayor cantidad de células subsidiarias por estoma y pelos uni o tricelulares; R. sierra Archang. (1963) posee pínulas de mayor tamaño y concrecentes desde su base hasta la mitad de la lámina, mayor cantidad de células subsidiarias por estoma y papilas de mayor tamaño, (Cuadro Nº 8).

| Especies | Tamaño pínnulas | Nº cél. subsidiar. | Tamaño papilas | Pelos |
|---------------------|--------------------|-----------------------|----------------------|-------------------|
| <u>R. papillosa</u> | 0.3 cm | 6 a 8 | 7 μ m de alto | no posee |
| <u>R. pilifera</u> | mayor | mayor | no posee | muy abundantes |
| <u>R. sierra</u> | mayor | mayor | mayor | no posee |

CONSIDERACIONES FINALES

El género Ruflorinia Archangelsky (1963), es el único representante del orden Caytoniales en la Formación Baqueró.

Las especies de este género poseen frondes con pínnulas de textura membranacea y células epidérmicas de paredes muy sinuosas, semejantes a las de las Pteridófitas. Los caracteres xeromorfos, típicos de las Gimnospermas, están dados por la presencia de abundantes ceras epicuticulares, estomas algo hundidos y bajo índice estomático.

Ultraestructuralmente, la pared externa de la epidermis está formada por una membrana cuticular algo engrosada y restos de la pared celular (Cuadro Nº 7).

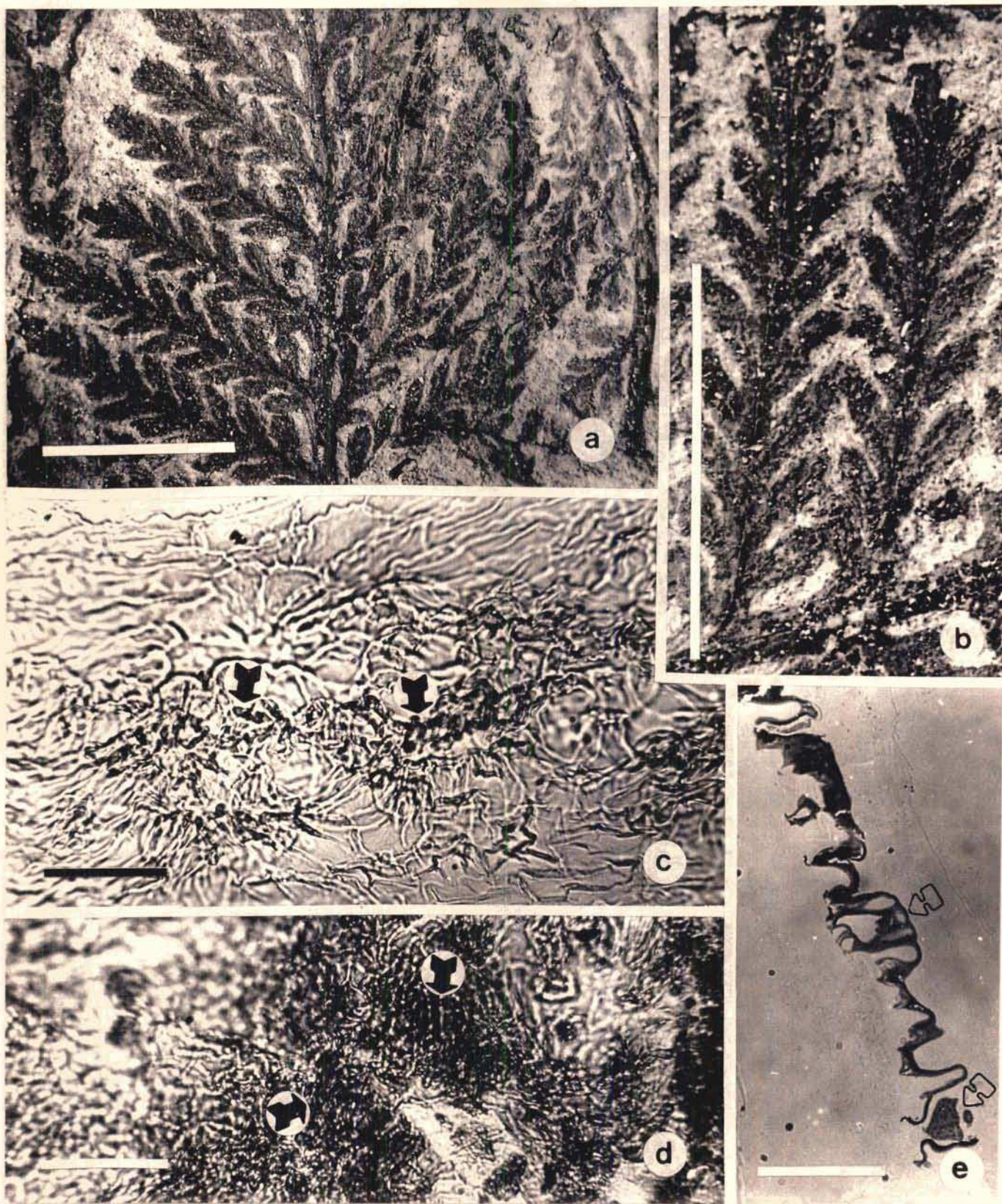


Lámina Nº 16: a - e: Ruflorinia papillosa n. sp.: a, holotipo, aspecto general; b, pinnulas, detalle; c, epidermis abx. con estomas (flechas), aspecto general; d, presencia de ceras epicuticulares (flechas); e, CT de la epidermis abx.; estomas (flechas). Reglillas: a y b = 0.5 cm; c y d = 50 μ m; e = 20 μ m.

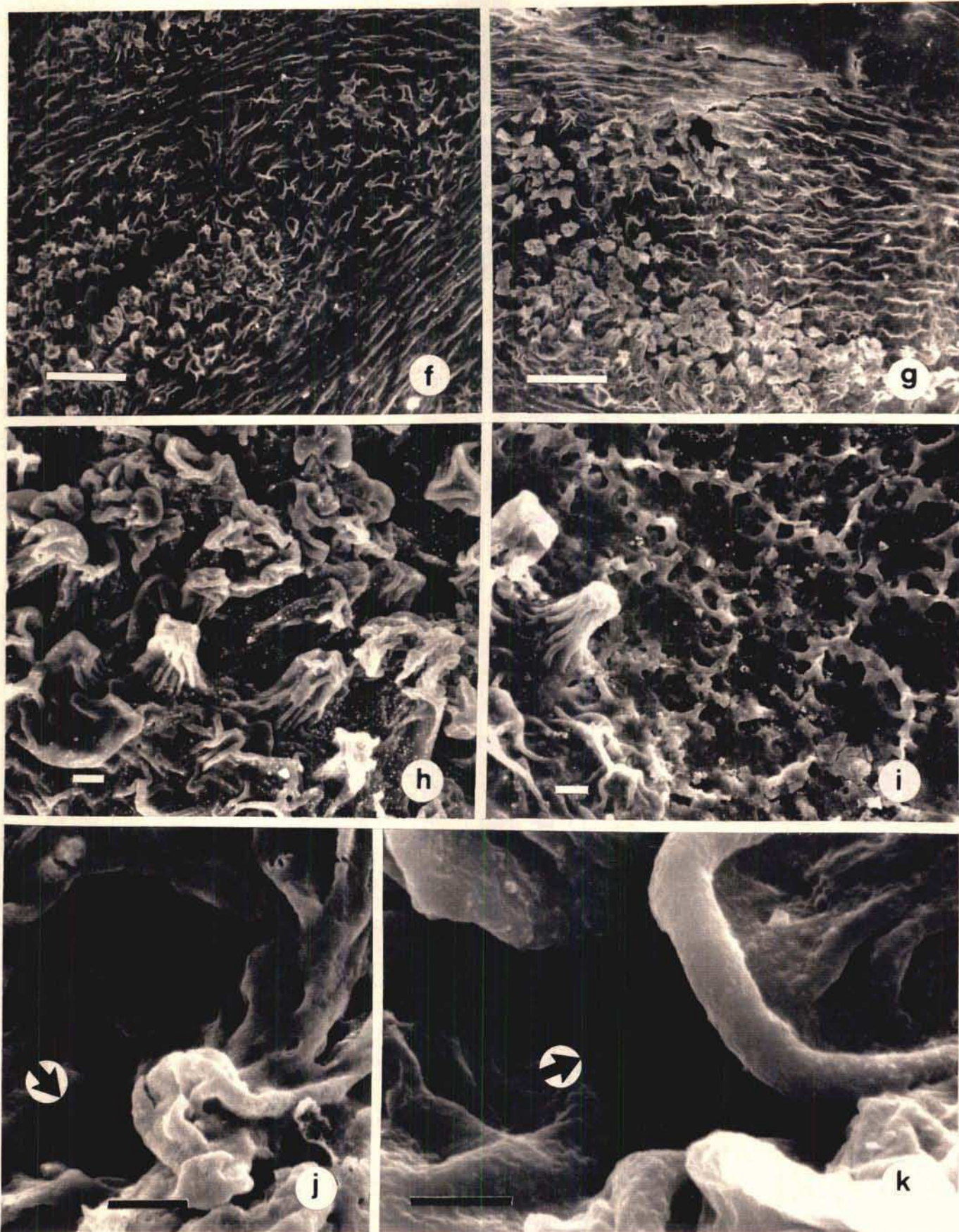


Lámina Nº 17: f - k: Ruflorinia papillosa n. sp. con MEB: f y g, áreas intervenosas de la epidermis abx. cubiertas por papilas, detalle; h, papilas, detalle; i, células epidérmicas, detalle; j, estoma (flecha), detalle; k, papilas y células oclusivas (flecha), detalle. Reglillas: f y g = 100 μ m; h, i y k: 5 μ m; j = 10 μ m.

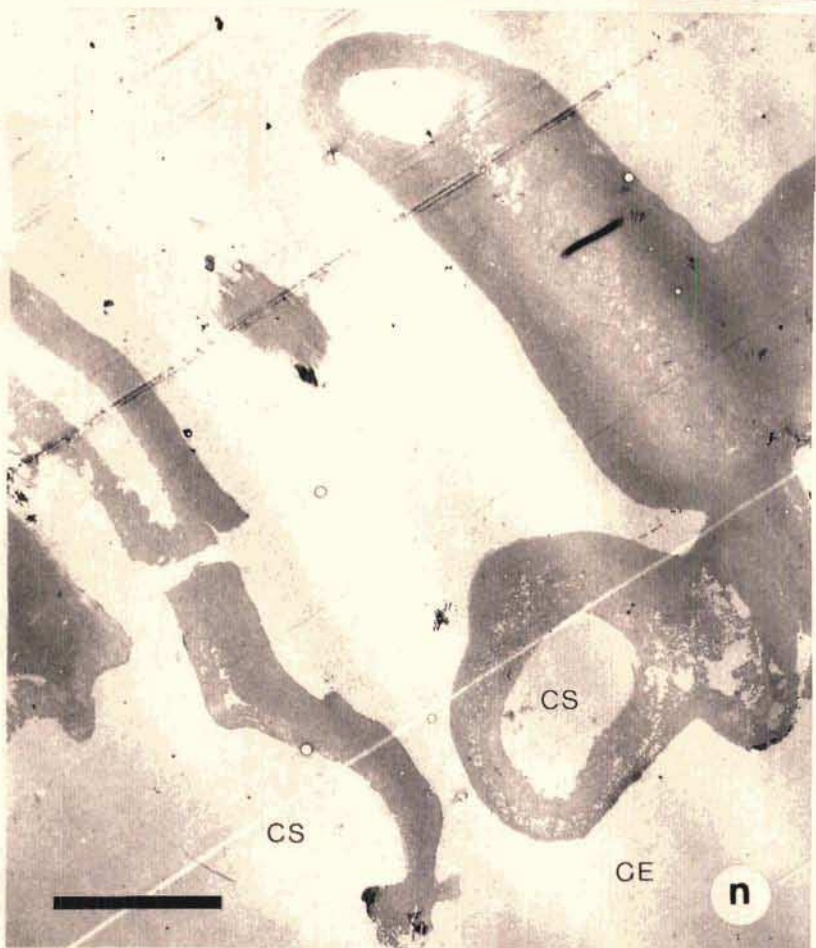
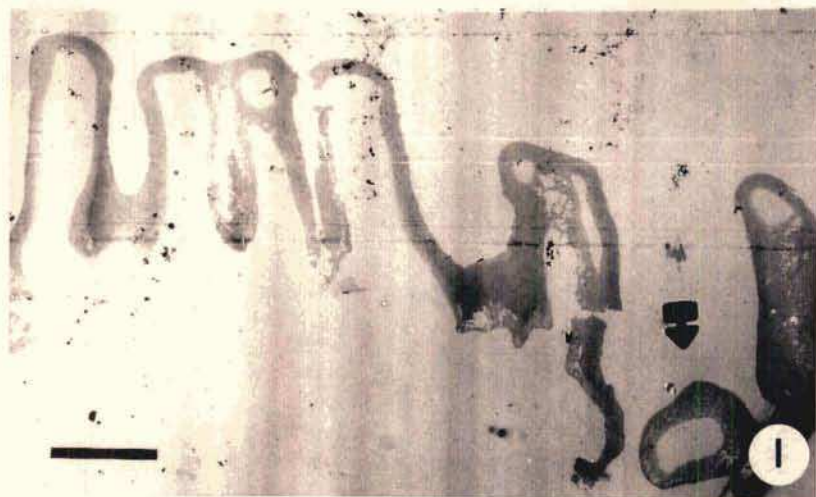


Lámina Nº 18: 1 - o: Ruflorinia papillosa n. sp. con MET: 1, CT de la epidermis abx. con papilas y un estoma (flecha); m, paredes anticlinales de la epidermis (flechas), aspecto general; n, estoma, detalle; CS: células subsidiarias; CE: cámara estomática; o, papilas, detalle. Reglillas: 1 = 10 μ m; m, n y o = 1 μ m.

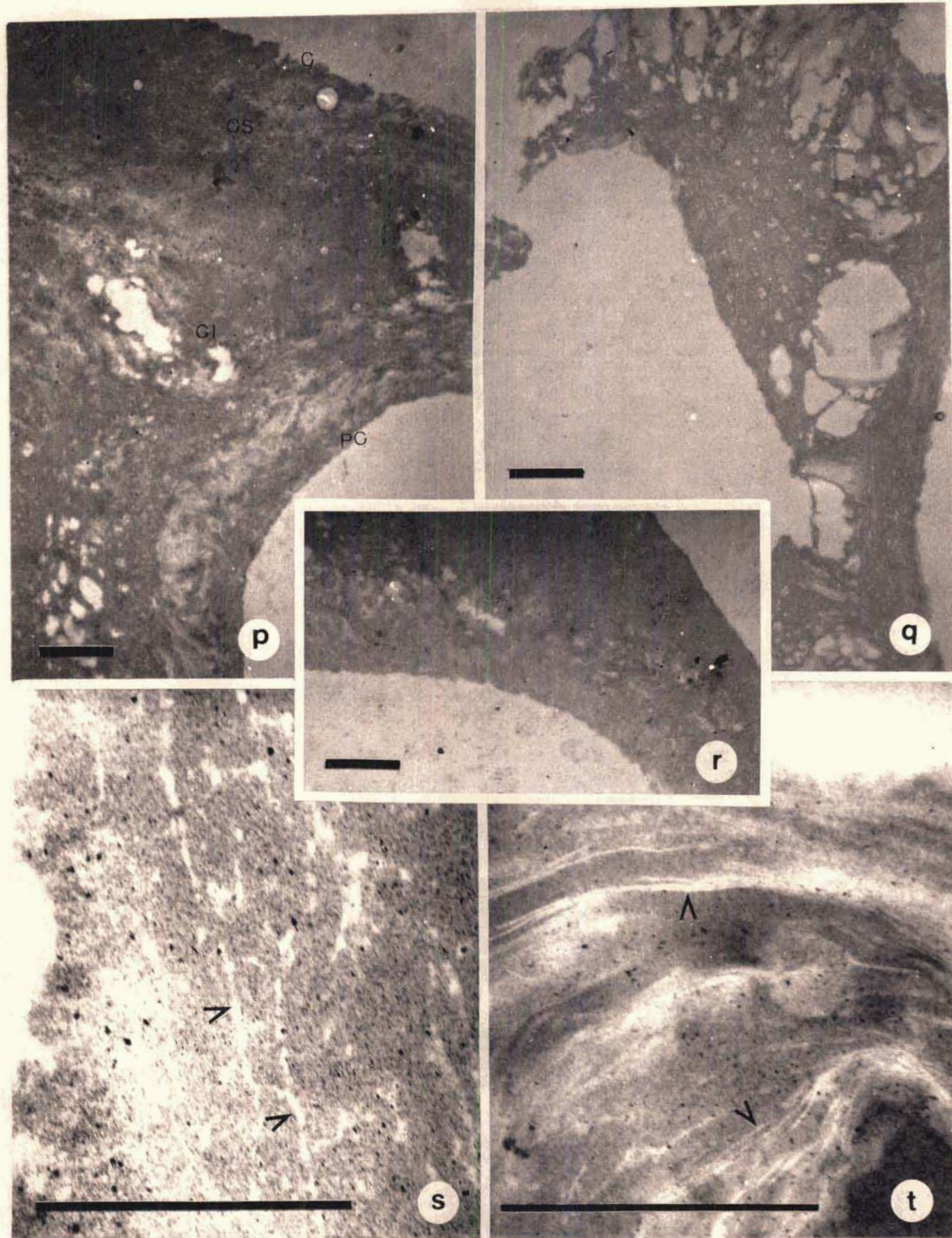


Lámina Nº 19: p - t: Ruflorinia papillosa n. sp. con MET: p, pared externa de la epidermis, detalle; C: cutícula; CS: capa superior; CI: capa inferior; PC: pared celular; q, capa inferior de la membrana cuticular, detalle; r, pared periclinal externa, detalle; s y t, laminillas de la capa superior (flechas), detalle. Reglillas: p - t = 1 μ m.

CAPITULO 7

DIVISION CYCADOPHYTA

ORDEN CYCADALES



CAPITULO 7

DIVISION: CYCADOPHYTA

ORDEN: CYCADALES

Familia: Zamiaceae

MATERIAL FOSIL

Género: Sueria Menéndez 1965

Si bien de este género sólo se conocen las hojas, se sabe que las Cycadales fósiles tenían el aspecto de pequeñas palmeras, con hojas pinnadas y fructificaciones unisexuadas dispuestas apicalmente. Los granos de polen eran monosulcados.

Este grupo tuvo su origen en el Carbonífero Superior y alcanzó su máximo apogeo durante el Mesozoico (Stewart y Rothwell, 1993).

Las frondes de Sueria, género del Cretácico Inferior de Argentina (Formación Baqueró), fueron descritas por Menéndez (1965) como hojas del tipo Taeniopteris Brongniart, con venas laterales furcadas. Epidermis con células de paredes sinuosas. Aparatos estomáticos haplocélicos, con células oclusivas muy hundidas y 5 a 6 células subsidiarias. Abundantes pelos, preferentemente sobre las venas. El nombre genérico Taeniopteris se usa para improntas de hojas, sin anatomía preservada. Menéndez (op. cit.) utilizó un nuevo nombre genérico debido a que el material tenía preservada su cutícula, la que brindó abundante información anatómica, no reconocida en el género Taeniopteris.

Especie Tipo: Sueria rectinervis Menéndez 1965

Sueria elegans n. sp.

DIAGNOSIS: Hojas enteras, lanceoladas, de más de 20 cm de largo. Venación craspedódroma simple. Vena media recta y venas secundarias paralelas entre sí y ramificadas desde el inicio, con una densidad de 20 venas por cm lineal. Células epidérmicas rectangulares a poligonales con paredes marcadamente sinuosas. Epidermis abx. con escasos pelos. Aparatos estomáticos del tipo actinocítico con 5 a 8 células subsidiarias; estomas de 36.5 μ m de largo y 21 μ m de ancho, ubicados en la epidermis abx. Ultraestructuralmente, la pared externa de la epidermis está compuesta por una membrana cuticular y una pared celular. La membrana cuticular está formada por una cutícula delgada, una capa superior compacta y una capa inferior esponjosa.

HOLOTIPO: BA Pb 11465; BA Pb Pm 233, 234, 236 y 250; BA Pb MEB 61 y 64; BA Pb MET 151.

PARATIPO: BA Pb 11439; BA Pb Pm 235.

LOCALIDAD TIPO: Estancia Bajo Grande.

DERIVATIO NOMINIS: El epíteto específico alude a la morfología de sus hojas.

DESCRIPCION: Las hojas son enteras, simétricas, lanceoladas, de más de 20 cm de largo y 5 cm de ancho en la zona media (Lám. 20, fig. a). Poseen ápice agudo, márgenes enteros y textura membranácea. La venación es craspedódroma simple, con una vena media prominente, derecha y ramificada, de 0.4 cm de ancho en la zona media, disminuyendo hacia el extremo apical. Las venas secundarias son paralelas entre sí y ramificadas desde el inicio, en algunas de ellas se observa una segunda ramificación cerca del

borde laminar. Las venas secundarias se presentan con una densidad de 20 venas por cm lineal y un ángulo de divergencia de 90° (Lám. 20, fig. b).

La cutícula se halla muy deteriorada, por lo que su análisis ha sido muy difícil de realizar.

Observada con MO y MEB la hoja presenta su superficie cubierta por ceras epicuticulares (Lám. 20, fig. c). La epidermis adx. está formada por células rectangulares a poligonales de 47 - 52 μm de largo y 21 - 26 μm de ancho, irregularmente distribuidas (Lám. 21, fig. g); sus paredes presentan sinuosidades muy marcadas de 5.2 μm de profundidad y 2.6 μm de ancho (Lám. 21, figs. h, i y j). La superficie celular es lisa, no se observan pelos ni estomas.

La epidermis abx. está formada por células rectangulares a poligonales de 52 - 60 μm de largo y 18 - 34 μm de ancho, irregularmente distribuidas, con paredes menos sinuosas y más delgadas que las adx.; las células que se hallan sobre las venas presentan igual forma y tamaño, siendo sus paredes casi rectas y su disposición paralela a las mismas. En las áreas intervenosas se observa la presencia de escasos idioblastos formados por una o dos células epidérmicas globosas (Lám. 20, figs. d y f).

Los estomas se encuentran dispuestos irregularmente entre las venas, pero perpendiculares a las mismas (Lám. 21, fig. k). El aparato estomático es del tipo actinocítico, rodeado por 5 a 8 células subsidiarias. Estas células presentan pliegues radiales y se sobreponen parcialmente a las células oclusivas semejando papilas que protegen al ostíolo (Lám. 20, figs. d y e; y lám. 21, fig. l). Las células oclusivas son reniformes, con paredes engrosadas, miden 36.5 μm de largo y 21 μm de ancho y se hallan hundidas con relación a las células subsidiarias (Lám. 20, fig. e). Índice estomático: 9.1.

Se observan escasas bases de pelos de 18.5 μm de diámetro, formadas por 1 a 3 células poligonales de paredes engrosadas y superficie lisa.

El CT de la hoja observado con MET presenta la pared externa

de la epidermis formada por una membrana cuticular delicada (Lám. 22, figs. m y n). Esta membrana está constituida por una cutícula de 0.25 μm de espesor; por debajo de la misma se observan dos capas: la superior de 0.75 μm de espesor, densa y compacta; y la inferior de 1.5 μm de espesor, de densidad electrónica menor y apariencia esponjosa, con pequeños lúmenes irregularmente distribuidos. Finalmente, encontramos una capa delgada y fragmentada que correspondería a los restos de la pared celular (Lám. 22, fig. o).

Los aparatos estomáticos poseen las mismas características cuticulares, aunque son difíciles de determinar debido al deterioro general de la cutícula (Lám. 22, figs. m y n).

Comparaciones Interespecíficas

Sueria rectinervis Menéndez (1965) se diferencia de Sueria elegans n. sp. por poseer abundantes pelos en toda su superficie, células epidérmicas con paredes más sinuosas y aparatos estomáticos de mayor tamaño, con menor número de células subsidiarias y ubicados en ambas epidermis. Esta especie fue descripta para el Anfiteatro de Ticó de la Formación Baqueró, (Cuadro Nº 9).

| Especies | Pelos | Tamaño estomas | Nº cél. subsidiar. | Ubicación estomas |
|-----------------------------------|------------|-----------------------|--------------------|--------------------|
| <u>S. elegans</u> | escasos | 37 x 21 μm | 5 a 8 | epi. abx. |
| <u>S. recti-</u> <u>nervis</u> | abundantes | mayor | menor | ambas epidermis |

MATERIAL ACTUAL

Género: Encephalartos Lehmann 1794

Parodi (1987) describe a los representantes del género como plantas dioicas de tallo corto, sin ramificaciones. Las hojas nacen en una corona en el extremo apical del tallo, quedando cubierto por debajo con las bases persistentes de las hojas muertas en años anteriores. Los conos masculinos son oblongos, ovoides o subcilíndricos, compuestos de numerosas escamas polínicas leñosas, espiraladas, imbricadas, provistas de un número indefinido de sacos polínicos de dehiscencia longitudinal. Granos de polen monosulcados. Los conos femeninos son elipsoides u oblongos, con las escamas ovulíferas truncadas, leñosas, con dos óvulos cada una. Existen unas 17 especies originarias de Africa.

Especie Tipo: Encephalartos caffer (Thunberg.) J.G.C. Lehmann (Cycas caffra Thunberg.) 1794.

Encephalartos lehmannii Eckl.

DESCRIPCION: Posee un estípite ovoide - cilíndrico y glabro. Las hojas son pinnadas, de 1 - 1.5 m de largo, cubiertas de indumento cuando jóvenes, finalmente glabras, a veces las pinnas están provistas de un diente inferior (Lám. 24, fig. a).

Las pinnas son alternas, simétricas, lineares, de 9 cm de largo y 1.2 cm de ancho, que disminuyen hacia el ápice. Poseen ápice acuminado, base obtusa con lados decurrentes, márgenes enteros y textura coriácea. El ángulo de inserción es de 60° aproximadamente (Lám. 24, fig. a). La venación es paralelodroma, con una densidad de 15 venas por cm lineal (Lám. 24, fig. b).

Observada con MO y MEB la pinna presenta su superficie cubierta por una gruesa capa de ceras epicuticulares que forma

ocasionales gránulos y protege a los estomas con un tapón de aspecto fibrilar (Lám. 25, figs. i y j).

La epidermis adx. está formada por células alargadas de 112 μm de largo y 20 μm de ancho, con extremos rectos a aguzados y paredes fuertemente engrosadas. Se hallan irregularmente distribuidas y su superficie es lisa. No se observan estomas (Lám. 25, fig. e).

La epidermis abx. está formada por células alargadas de 140 μm de largo y 14 μm de ancho, con extremos rectos a aguzados y paredes más gruesas que las adx. Presentan una distribución irregular y la superficie lisa.

Los estomas están dispuestos irregularmente entre las venas (Lám. 24, fig. d; y lám. 25, fig. g). El aparato estomático mide 98 μm de diámetro y pertenece al tipo actinocítico, con 6 células subsidiarias de paredes muy engrosadas (Lám. 25, fig. h). Las células oclusivas son reniformes, hundidas, y presentan un repliegue cuticular alrededor del ostíolo. Los extremos polares de las células oclusivas forman una escotadura de 6 μm de ancho. Índice estomático: 6.4.

En el CT de una pinna se observa una epidermis simple con una hipodermis muy desarrollada (Lám. 25, fig. f). La epidermis está compuesta por células de paredes muy engrosadas y lignificadas, con lúmenes celulares reducidos. Por debajo, posee una hipodermis formada por alrededor de 5 capas de células, con paredes secundarias muy engrosadas (Lám. 24, fig. c).

El mesófilo está formado por un clorénquima en empalizada de células muy alargadas con gran cantidad de cloroplastos, y un clorénquima esponjoso de células grandes y globosas, que contienen gran cantidad de gotas de aceites. Entre las células del clorénquima esponjoso existen algunas esclereidas aisladas y varios canales resiníferos (Lám. 24, fig. c).

Los haces vasculares son colaterales y están constituidos por gran cantidad de elementos traqueales y cribosos, rodeados externamente por una vaina de células parenquimáticas, con grandes depósitos de aceites en su interior. Por fuera de esta

vaina existen 5 a 6 esclereidas aisladas (Lám. 24, fig. c).

Observada con MET la pared externa de la epidermis presenta una membrana cuticular muy gruesa (Lám. 26, figs. k y l). Esta membrana está compuesta por una cutícula de $1.0\ \mu\text{m}$ de espesor, que se continúa hacia abajo con dos capas: la superior, de $5.0\ \mu\text{m}$ de espesor, compacta y continua, mientras que la inferior, de $7.0\ \mu\text{m}$ de espesor, es más gruesa y reticulada, formada por infinidad de delgados cordones que se disponen irregularmente, penetrando en la pared celular (Lám. 27, fig. n; y lám. 28, fig. q). La pared celular de $2.5\ \mu\text{m}$ de espesor tiene aspecto laminar; las laminillas son delgadas y se superponen unas a otras formando una gruesa pared que en algunas células llega a medir $10\ \mu\text{m}$ (Lám. 28, fig. o).

En las paredes anticlinales se observa un gran desarrollo de la capa inferior reticulada, llegando sus cordones a la laminilla media (Lám. 28, fig. p).

Los aparatos estomáticos presentan la membrana cuticular semejante al resto de las células epidérmicas, en cambio, la pared celular adquiere gran desarrollo (Lám. 26, fig. k; y lám. 27, fig. n). Las células oclusivas tienen sus paredes engrosadas y de aspecto laminar, en especial, las periclinales externas (Lám. 26, fig. m); mientras que en las subsidiarias las paredes son menos engrosadas y semejantes al resto.

El siguiente es un cuadro comparativo entre los caracteres de la especie fósil y la actual (Cuadro Nº 10).

CUADRO COMPARATIVO

| Caracteres | <u>Sueria elegans</u> F. | <u>Encephalartos lehmannii</u> A. |
|----------------------------|--------------------------------------|-----------------------------------|
| Forma de vida | arbustiva | arbustiva |
| Fronde | hojas enteras | 1 - pinnadas |
| | - | paripinnadas |
| Hojas/ Pinna: posición | - | alternas |
| forma | simétricas lanceoladas | simétricas lineares |
| ápice | agudo | acuminado |
| base | - | obtusa |
| márgenes | enteros | enteros |
| textura | membranácea | coriácea |
| venación | craspedódroma simple | paralelódroma |
| vena media/ principales | derecha y ramificada | varias y sin ramificaciones |
| venas secundarias | paralelas, derechas y ramificadas | - |
| Ceras epicuticulares | abundantes | muy abundantes |
| Epidermis: células | rectangulares a poligonales | rectangulares |
| paredes | muy sinuosas y delgadas | rectas y engrosadas |

| | | |
|---------------------|---|--|
| Pared ext.epidermis | cutícula delgada | cutícula gruesa |
| | capa sup. compacta capa inf. esponjosa | capa sup. compacta capa inf. reticulada |
| | pared celular muy delgada | pared celular gruesa y laminar |
| Ornament. epidermis | adx.: lisa abx.: con escasos pelos | lisa |
| Ap. estomát.: tipo | actinocítico | actinocítico |
| Células oclusivas | hundidas | hundidas |
| Cél. subsidiarias | 5 a 8 (forman papilas) | 6 (forman un reborde) |
| Indice estomático | 9.1 | 6.4 |
| Hipodermis | no posee | muy gruesa |

CONSIDERACIONES FINALES

En la Formación Baqueró, el orden Cycadales está representado por los géneros Mesodescolea Archang. (1963), Pseudoctenis Seward (Archang. y Baldoni, 1972), Ticoa Archang. (1963), Almargemia Florin (Archang., 1966) y Sueria Menéndez (1965), existiendo entre ellos notables diferencias morfológicas, anatómicas y ultraestructurales. Sueria es el único género con hojas grandes y enteras del tipo Taeniopteris.

Al comparar Sueria con el género actual Encephalartos, se observa que las diferencias entre ambos son múltiples, y radican en la forma, textura y arquitectura de sus hojas, en la composición ultraestructural de la membrana cuticular de su epidermis, en la presencia de hipodermis en la especie actual y

en un mayor índice estomático en la especie fósil. Sólo conservan en común, el hábito de vida arbustivo, la presencia de abundantes ceras epicuticulares y los aparatos estomáticos del tipo actinocítico (Cuadro Nº 10).

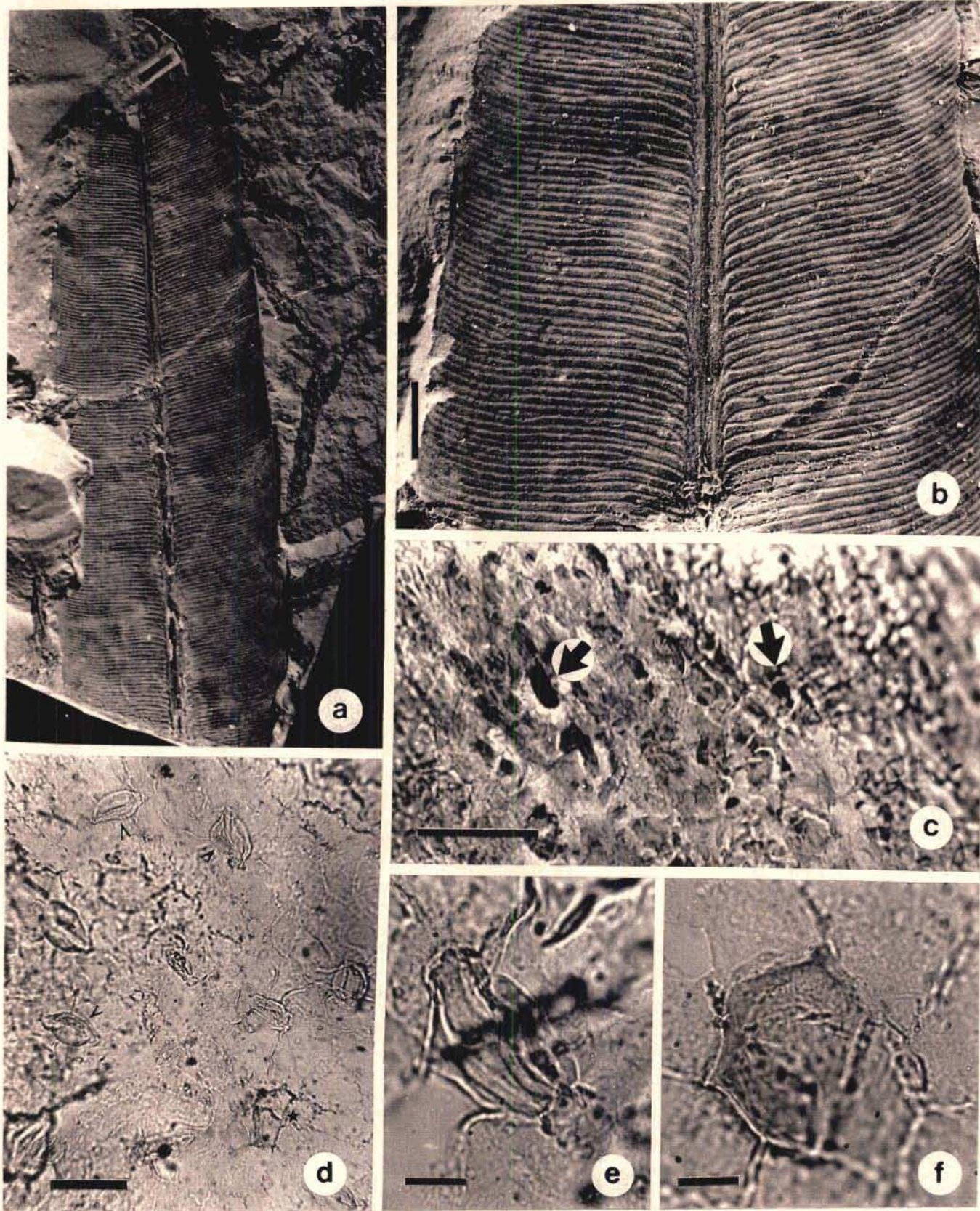


Lámina Nº 20: a - f: *Sueria elegans* n. sp.: a, holotipo, aspecto general; b, venación, detalle; c, presencia de ceras epicuticulares (flechas); d, epidermis abx. con estomas (flechas) e idioblasto (asterisco), aspecto general; e, estoma, detalle; f, idioblasto, detalle. Reglillas: a y b = 0.5 cm; c y d = 50 μ m; e y f = 10 μ m.

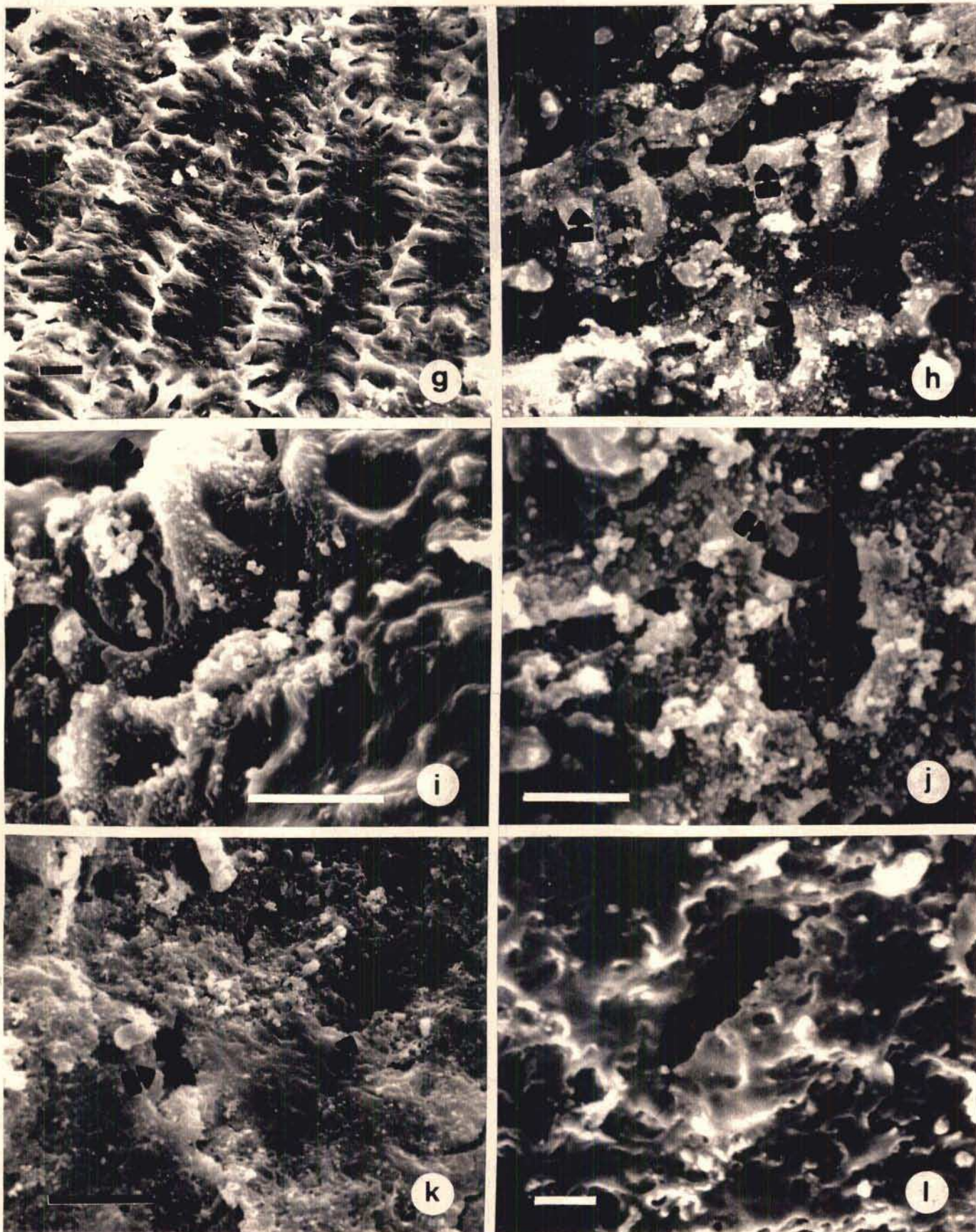


Lámina Nº 21: g - l: *Sueria elegans* n. sp. con MEB: g, células epidérmicas, aspecto general; h, sinuosidades de la pared celular (flechas), aspecto general; i y j, sinuosidades (flechas), detalle; k, estomas, aspecto general; l, estoma, detalle. Reglillas: g, h, i y l = 10 μ m; j = 5 μ m; k = 50 μ m.

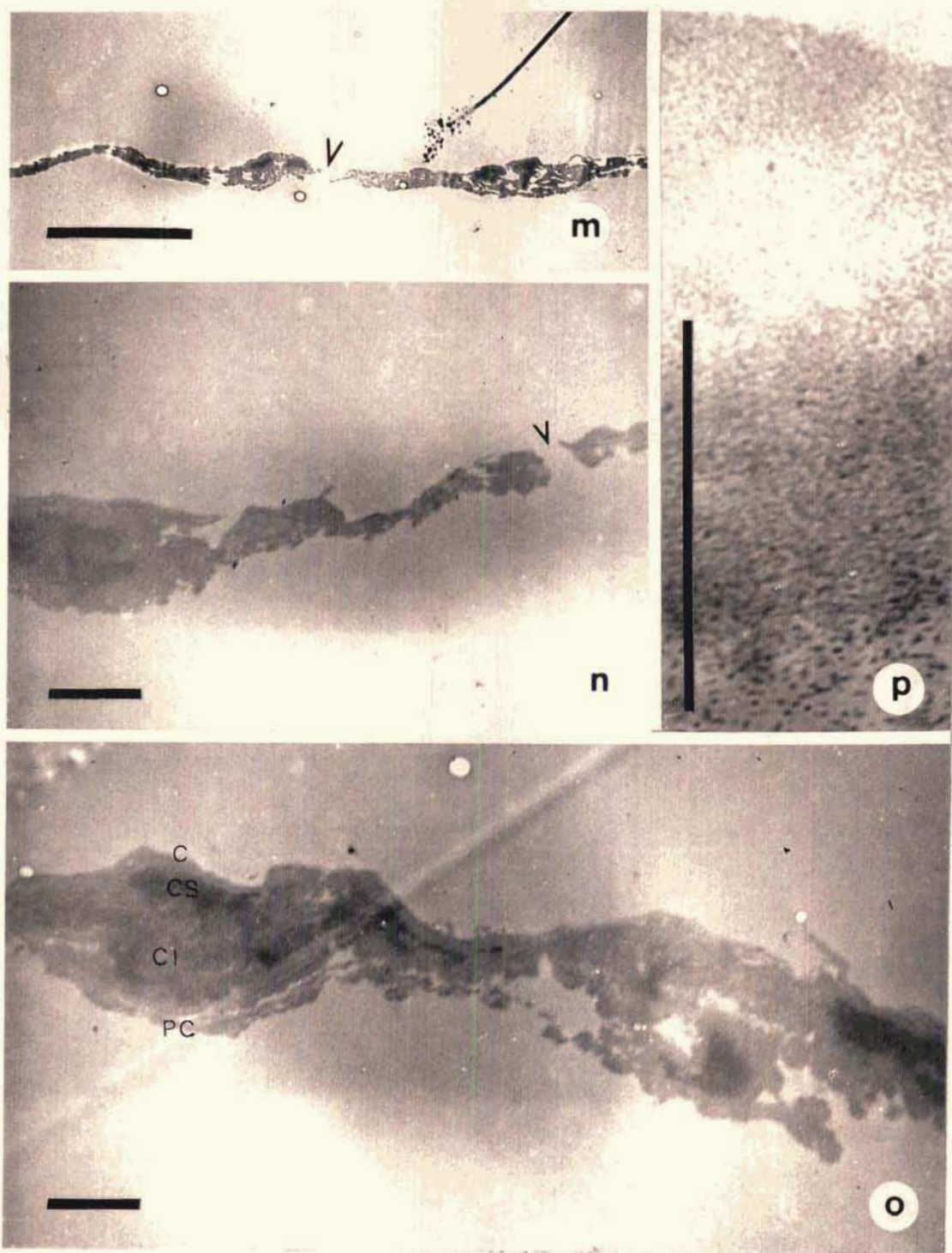


Lámina Nº 22: m - p: *Sueria elegans* n. sp. con MET: m, epidermis abx., aspecto general; estoma (flecha); n, detalle de la anterior; o, pared externa de la epidermis, detalle; C: cutícula; CS: capa superior; CI: capa inferior; PC: pared celular; p, membrana cuticular, detalle. Reglillas: m = 10 μ m; n, o y p = 1 μ m.

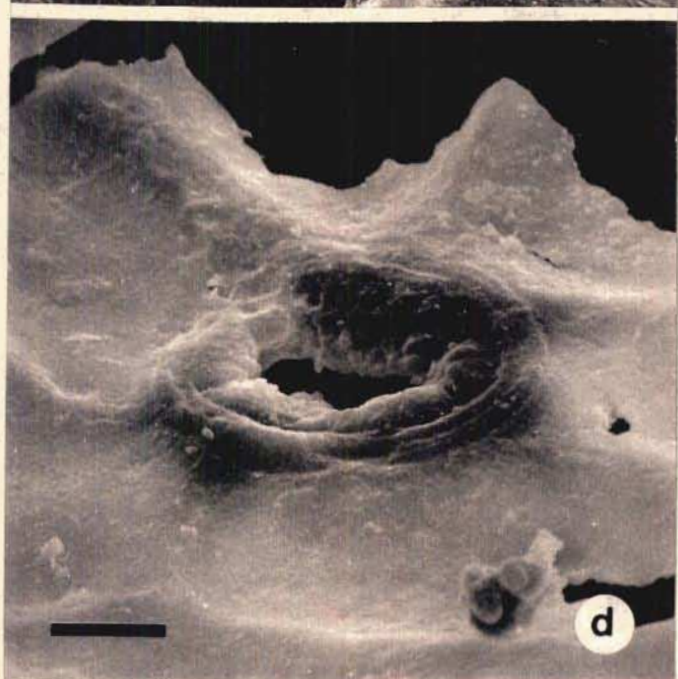
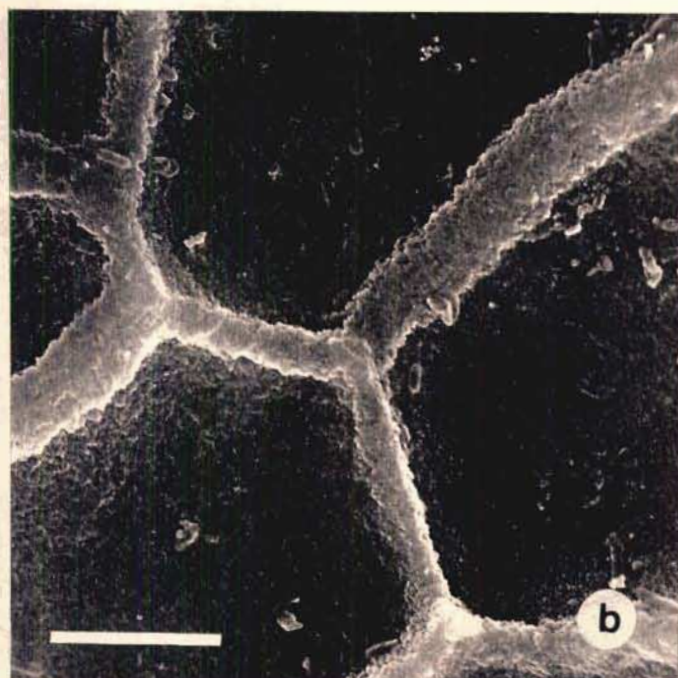
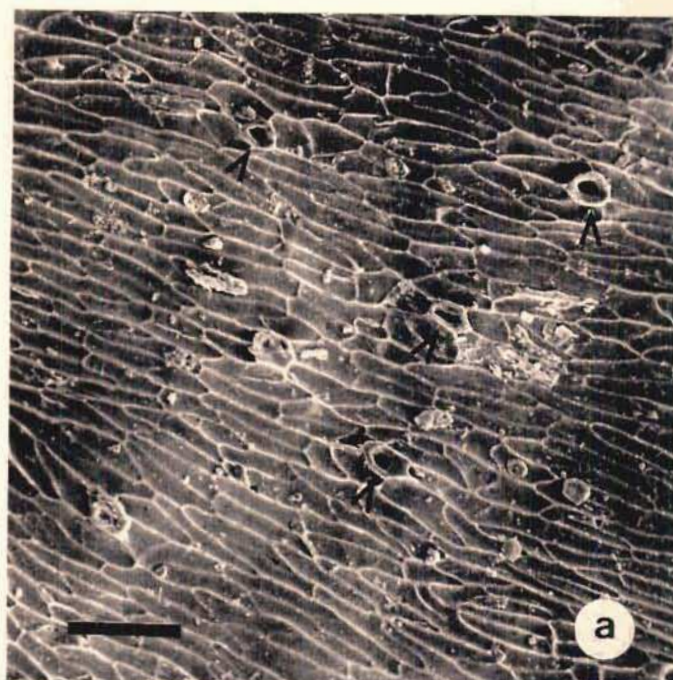


Lámina Nº 23: a y b: Ticoa magnipinnulata Archang.; c y d: Ticoa lamellata Archang. con MEB: a, células epidérmicas, aspecto general; bases de tricomas (flechas); b, engrosamiento de las paredes celulares, detalle; c, tricoma, detalle; d, estoma, detalle. Reglillas: a = 100 μ m; b, c y d = 10 μ m.

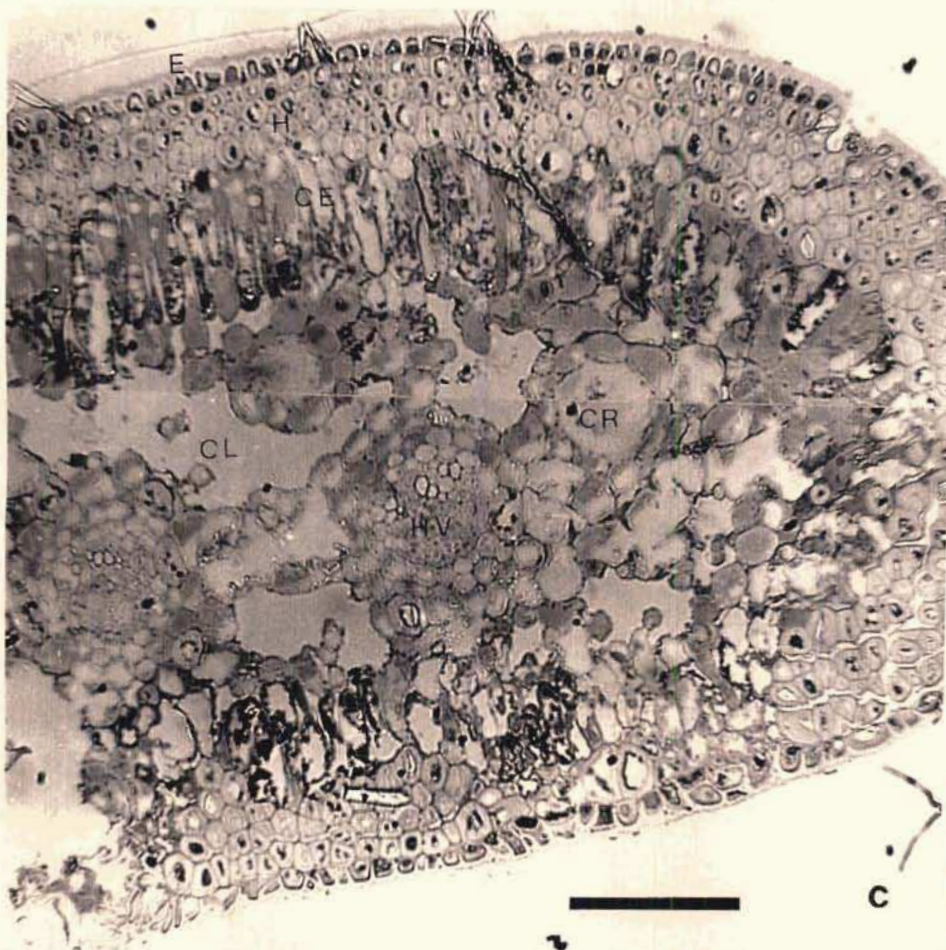
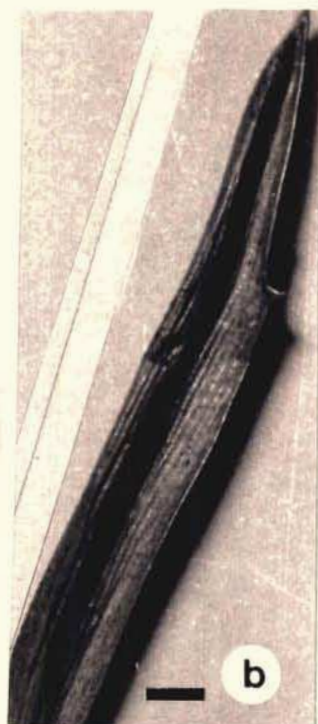
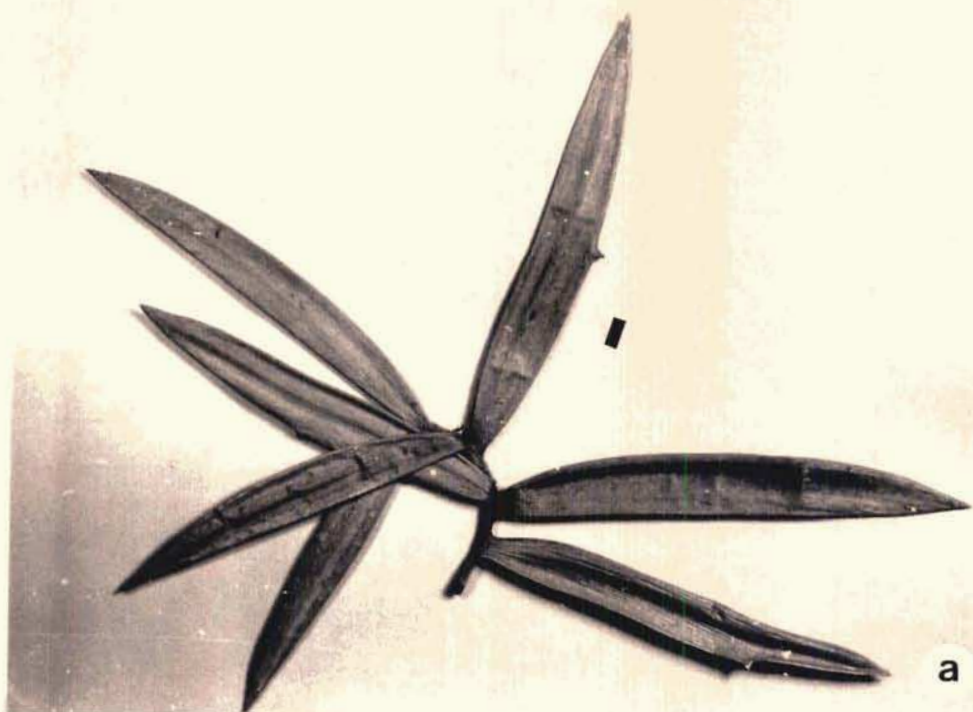


Lámina Nº 24: a - d: *Encephalartos lehmannii* Eckl.: a, pinnas, aspecto general; b, venación, detalle; c, CT de una pinna observado con MO. E: epidermis; H: hipodermis; CE: clorénquima en empalizada; CL: clorénquima lagunoso; CR: canal resinífero; HV: haz vascular; d, estomas, detalle. Reglillas: a y b = 0.5 cm; c = 50 μ m; d = 100 μ m.

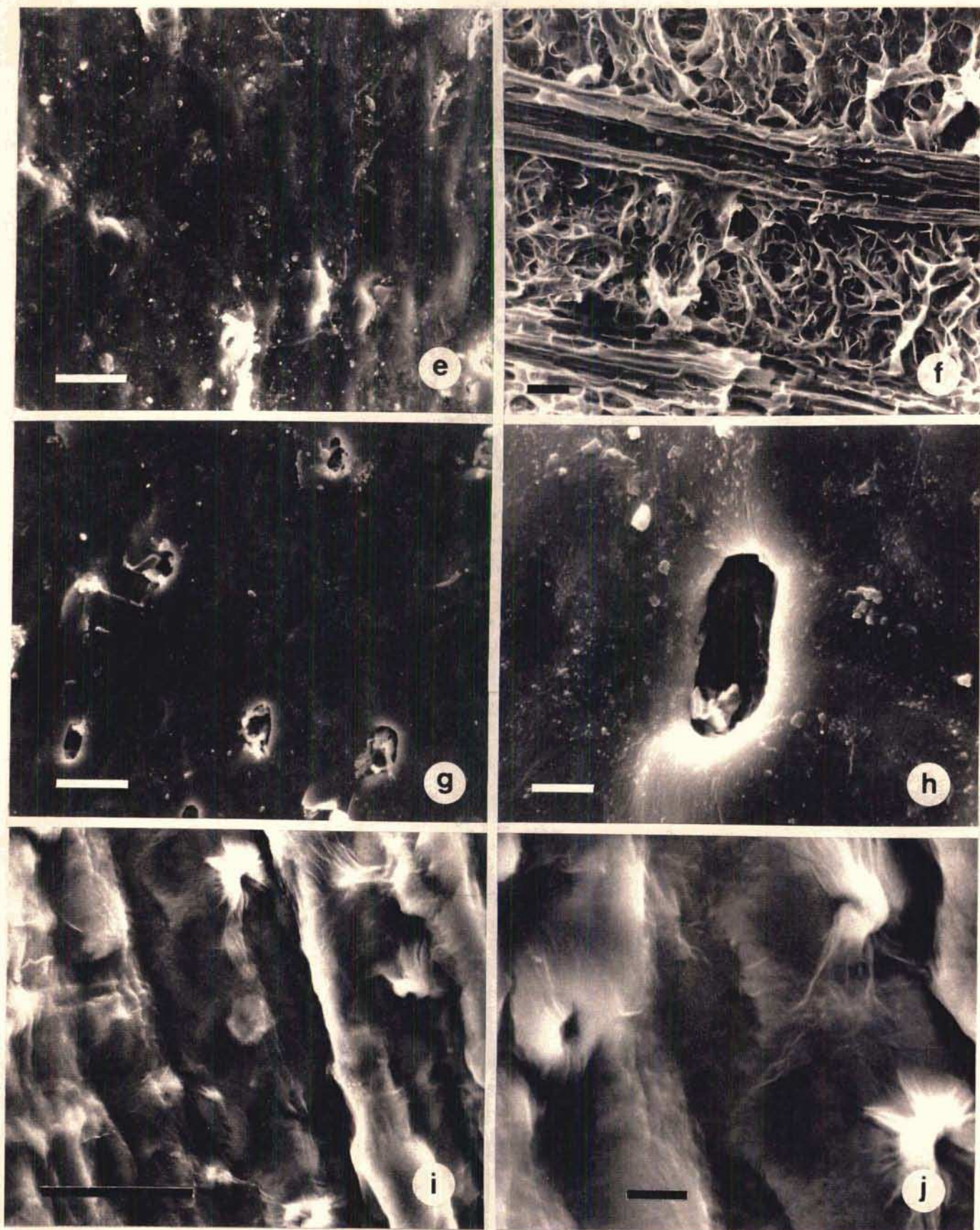


Lámina Nº 25: e - j: Encephalartos lehmannii Eckl. con MEB: e, epidermis adx., aspecto general; f, hipodermis, aspecto interno; g, epidermis abx., aspecto general; h, estoma, detalle; i, estomas obturados por ceras epicuticulares; j, detalle de la anterior. Reglillas: e, g e i = 50 μ m; f = 100 μ m; h y j = 10 μ m.

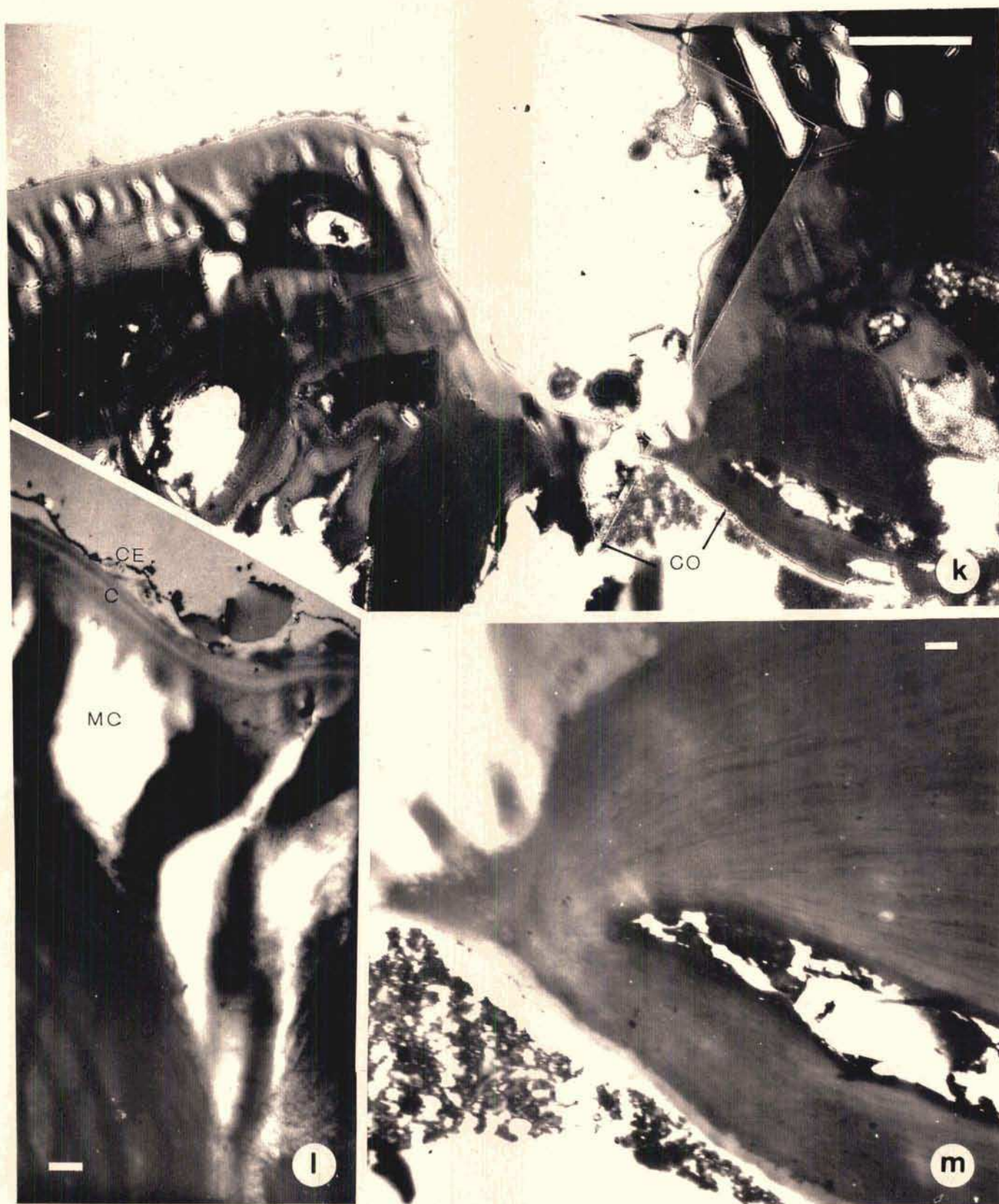


Lámina Nº 26: k - m: Encephalartos lehmannii Eckl. con MET: k, CT de un estoma; CO: células oclusivas; l, pared externa de la epidermis, detalle; CE: ceras epicuticulares; C: cutícula; MC: membrana cuticular; m, engrosamiento de la pared periclinal externa de una célula oclusiva, detalle. Reglillas: k = 10 μ m; l y m = 1 μ m.



Lámina Nº 27: n: Encephalartos lehmannii Eckl. con MET.: pared externa de la epidermis abx. a nivel del estoma, detalle; CE: ceras epicuticulares; C: cutícula; CS: capa superior; CI: capa inferior. Reglilla = 10 μ m.

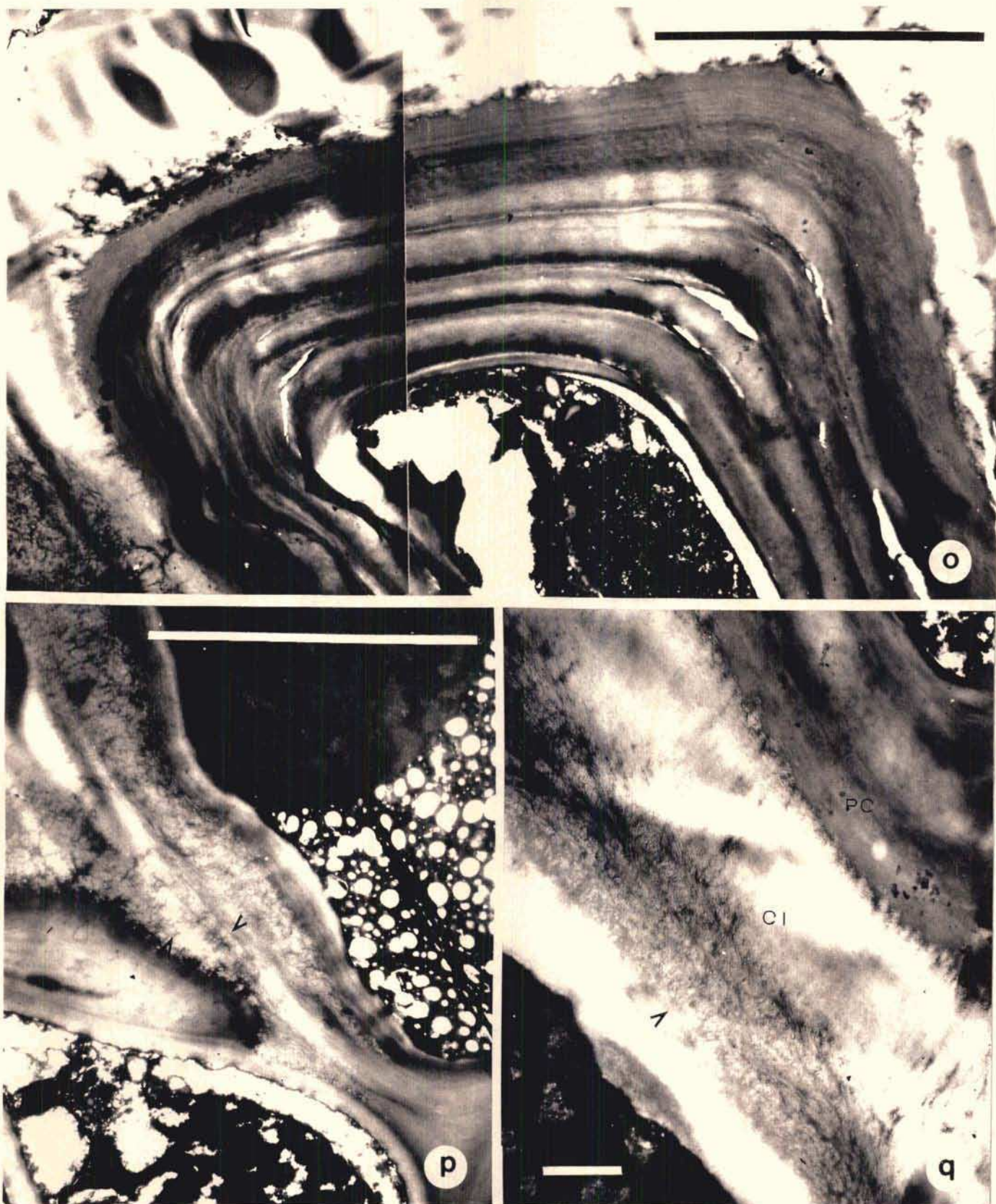


Lámina Nº 28: o - q: Encephalartos lehmannii Eckl. con MET: o, engrosamiento de la pared celular, detalle; p, capa inferior de una pared anticlinal externa (flechas), detalle; q, cordones cuticulares (flecha) de la capa inferior (CI), detalle; PC: pared celular. Reglillas: o y p = 10 μ m; q = 1 μ m.

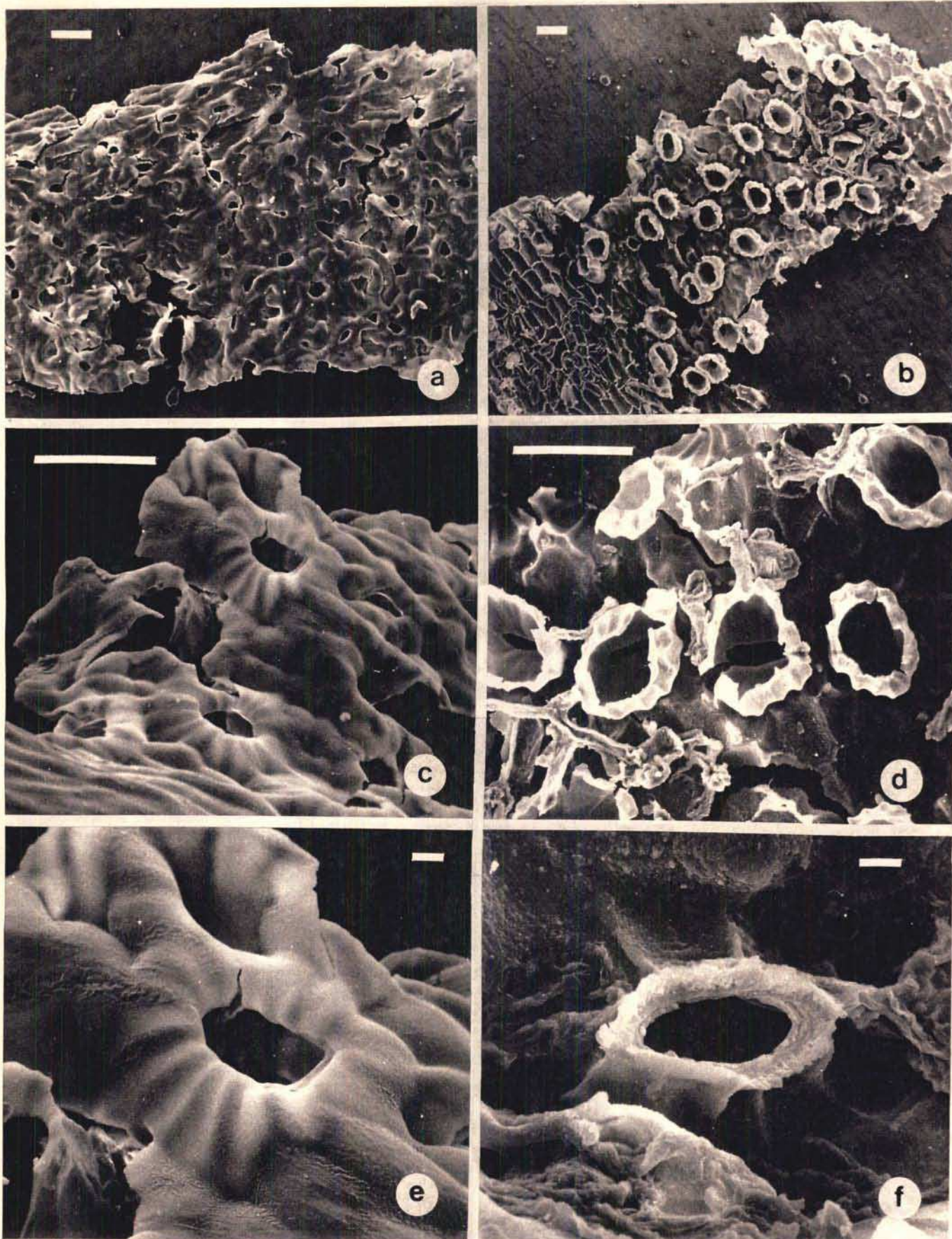


Lámina Nº 29: a - f: *Cycas revoluta* L. con MEB: a, epidermis abx., aspecto externo; b, epidermis abx., aspecto interno; c, estomas, aspecto externo; d, estomas, aspecto interno; e, estoma, detalle externo; f, células subsidiarias de un estoma, detalle. Reglillas: a, b, c y d = 100 μ m; e y f = 10 μ m.

CAPITULO 8

DIVISION CYCADOPHYTA

ORDEN BENNETTITALES



CAPITULO 8

DIVISION: CYCADOPHYTA

ORDEN: BENNETTITALES

Las Bennettitales existieron desde el Pérmico hasta el Cretácico Superior, con un período de máximo esplendor que se desarrolló durante el Jurásico y el Cretácico Inferior. Se las ha considerado antecesoras de las Angiospermas, por poseer sus estructuras reproductivas características semejantes a las flores actuales (Crane, 1988).

En general, tenían el aspecto de pequeños árboles, con troncos cilíndricos a columnares, a veces globosos, con una altura no mayor a 1 m, sin ramificaciones; aunque existieron otros de mayor porte y con ramificaciones. La superficie de sus tallos estaba cubierta por bases foliares que se disponían helicoidalmente. En corte transversal se observa una típica eustela rodeada de canales secretores. El xilema primario era endarco. El xilema secundario, compacto como el de las Coníferas, estaba formado por traqueidas escalariformes. La corteza estaba constituida por floema, parénquima y células secretoras (Stewart y Rothwell, 1993).

Las hojas eran pinnadas o enteras y formaban una corona alrededor del tallo, semejante a las actuales Cycadales, pero con una epidermis diferente debido a la presencia de estomas sindetocélicos (Taylor y Taylor, 1993).

Los órganos reproductores se encontraban en conos bisexuados ubicados en el extremo apical de cortos pedúnculos que se disponían entre las bases foliares (Delevoryas, 1963, 1968).

Según Crepet (1974), cada microsporofilo estaba formado por una hoja pinnada cuyo extremo apical se recurvaba sobre su base, originando una serie de espacios en cuyo interior se hallaban grupos de 8 a 20 microsporangios elongados fusionados en un

sinangio. Los granos de polen eran pequeños y monosulcados (Delevoryas, 1965). El megasporofilo formaba un receptáculo con alrededor de 100 óvulos en su interior. En el momento de la fecundación, el grano de polen germinaba emitiendo un tubo polínico que llegaba hasta la micrópila del óvulo (Crepet, op. cit.).

Género: Otozamites Braun 1862

Archangelsky (1970) describe a las hojas de este género como frondes pinnadas, pecioladas, angostadas paulatinamente hacia el ápice y la base. Raquis con la superficie superior cubierta por la base de los segmentos que podían ser desde orbiculares a lineal - lanceolados, y asimétricos en la base, debido a una aurícula saliente en la parte superior de la misma, mientras que la parte inferior era redondeada. Venas fuertes, saliendo paralelas desde la base angosta del segmento y abriéndose algo en la lámina, dicotomizadas. Epidermis superior con células de paredes sinuosas y engrosadas, sin estomas. Epidermis inferior con células de paredes menos engrosadas, con estomas entre las venas y orientados perpendicularmente a las mismas. Este género fue cosmopolita y en nuestro país, está representado por alrededor de 20 especies que vivieron desde el Triásico Superior hasta el Cretácico Inferior.

Especie Tipo: (sg. Harris 1969), Filicites bechei Brongniart

Otozamites ornatus n. sp.

DIAGNOSIS: Hojas imparipinnadas. Pinnas alternas, loriformes, de 1.2 cm de largo y 0.3 cm de ancho. Venación actinódroma, basal y marginal. Epidermis de 3 μ m de espesor. Células epidérmicas rectangulares a isodiamétricas con paredes marcadamente sinuosas.

Estomas dispuestos en la epidermis abx. Aparatos estomáticos del tipo paracítico, de 78 μ m de largo y 34 μ m de ancho; cada célula subsidiaria origina una papila marginal que se une con la opuesta formando un puente sobre las oclusivas. Epidermis abx. muy ornamentada por gránulos y papilas. Ultraestructuralmente, la pared externa de la epidermis está compuesta por una membrana cuticular y una pared celular. La membrana cuticular está formada por una cutícula delgada, una capa superior compacta y una capa inferior esponjosa.

HOLOTIPO: BA Pb 11551; BA Pb Pm 227, 228, 229, 230 y 251; BA Pb MEB 47; BA Pb MET 11.

PARATIPO: BA Pb 11549.

LOCALIDAD TIPO: Estancia Bajo Tigre, N.F. BTQ.

DERIVATIO NOMINIS: El epíteto específico alude a su epidermis inferior muy ornamentada.

DESCRIPCION: Las hojas son imparipinnadas, con más de 13 cm de largo y 2 cm de ancho en la zona media, que disminuyen hacia el ápice y la base. El raquis es recto, de 1 mm de ancho (Lám. 30, fig. a).

Las pinnas son alternas, simétricas, loriformes, de 1.2 cm de largo y 0.3 cm de ancho, llegando a medir 0.3 - 0.5 cm de largo, tanto las apicales como las basales. Poseen ápice obtuso, base cordada, con una pequeña aurícula en el sector acroscópico, siendo el sector basiscópico redondeado y levemente constricto, sin aurícula; márgenes enteros y textura membranácea. Presentan un ángulo de inserción de 60° - 70° (Lám. 30, fig. b).

La venación es actinódroma, basal y marginal, con venas bien evidentes. Las centrales son paralelas y las marginales forman ángulo con las anteriores. Las venas se ramifican generalmente cerca del borde foliar, salvo las centrales que presentan una

doble ramificación, la primera de ellas en la mitad de su recorrido. La densidad de la venación es de 30 venas por cm lineal (Lám. 30, fig. b).

Observada con MO y MEB la pinna presenta su superficie cubierta por escasas ceras epicuticulares (Lám. 30, fig. d). La epidermis adx. está formada por células rectangulares a isodiamétricas de 44 - 70 μm de largo y 39 - 42 μm de ancho. Poseen paredes gruesas de 2.5 - 3 μm de ancho, con sinuosidades muy marcadas, de 8 μm de profundidad y 5 μm de ancho. Las células se disponen irregularmente, salvo sobre las venas donde forman hileras paralelas a las mismas. La superficie es microgranulada y está libre de estomas y papilas.

La epidermis abx. está muy ornamentada. Posee su superficie cubierta por papilas de diferentes tamaños, de forma cónica y ápice redondeado (Lám. 30, figs. c y e). También posee gránulos de diámetro mayor que el ápice de las papilas.

Esta epidermis está formada por células rectangulares a isodiamétricas de 78 - 117 μm de largo y 39 - 57 μm de ancho, poseen paredes del mismo grosor que las adx., con sinuosidades muy marcadas, de 16 μm de profundidad y 10.5 μm de ancho. Se disponen irregularmente salvo sobre las venas. La superficie celular es microgranulada (Lám. 30, fig. c; y lám. 31, fig. f).

Las papilas tienen un diámetro de 16 μm y paredes de 2.5 μm de ancho. Se presentan solitarias, cada una de ellas se ubica en el centro de una célula epidérmica, salvo en las venas, que carecen de papilas (Lám. 31, figs. g, h y k).

Entre los gránulos y las papilas se encuentran los estomas, que son circulares y sus células subsidiarias se hallan un poco elevadas sobre el nivel de la epidermis, formando un reborde bajo (Lám. 31, figs. h, i y j).

El aparato estomático es del tipo paracítico, de 78 μm de largo y 34 μm de ancho. Las células subsidiarias presentan sus paredes anticlinales sinuosas y las periclinales lisas (Lám. 30, fig. c). Cada una de ellas forma una papila marginal de 8 μm de diámetro que se une con la subsidiaria opuesta formando un

"puente" sobre las células oclusivas (Lám. 31, figs. i y j). Estas últimas son reniformes, con paredes muy engrosadas y se encuentran poco hundidas respecto de las subsidiarias (Lám. 31, figs. g y k). Índice estomático: 14.2.

El CT de una pinna observado con MET presenta la pared externa de la epidermis compuesta por una membrana cuticular engrosada (Lám. 32, fig. l). Esta membrana está formada por una delgada cutícula de 0.25 μ m de espesor. Por debajo de ella, se encuentran dos capas: la superior de 1.2 μ m de espesor, de aspecto compacto y uniforme; y la inferior de 1.5 μ m de espesor y densidad electrónica menor. Esta capa puede dividirse en dos subcapas; una superior de aspecto laminar, y una inferior de aspecto más esponjoso. Finalmente, encontramos escasos restos de una capa muy delgada que corresponderían a la pared celular (Lám. 32, figs. n y o).

Las papilas presentan la misma estructura, pero en la zona basal se observa un importante desarrollo de la membrana cuticular, en especial, de su capa superior (Lám. 32, figs. l y n).

Los aparatos estomáticos poseen la pared periclinal externa de las células oclusivas y todas las paredes de las células subsidiarias engrosadas (Lám. 32, figs. m y o). Las paredes de sus prolongaciones papilares, poseen la membrana cuticular muy desarrollada, ensanchándose en el extremo apical (Lám. 32, fig. n).

En el siguiente cuadro se resumen los caracteres epidérmicos descriptos (Cuadro Nº 11).

CUADRO DE CARACTERES

| Caracteres | <u>Otozamites ornatus</u> F. |
|--------------------------|--|
| Forma de vida | arbustiva |
| Fronde | 1 - pinnadas |
| | imparipinnadas |
| Pinnas: posición | alterna |
| forma | simétricas loriformes |
| ápice | obtusos |
| base | cordada |
| márgenes | enteros |
| textura | membranácea |
| venación | actinódroma, basal y marginal |
| venas principales | varias y ramificadas |
| Ceras epicuticulares | escasas |
| Epidermis: células | rectangulares a isodiamétricas |
| paredes | muy sinuosas |
| Pared ext. epidermis | cutícula delgada |
| | capa sup.: compacta capa inf.: esponjosa |
| | pared celular escasa |
| Ornamentación epidermis | adx.: lisa abx.: posee gránulos y papilas |
| Aparato estomático: tipo | paracítico |

| | |
|----------------------|--|
| Células oclusivas | poco hundidas |
| Células subsidiarias | 2 (forman papilas unidas en un puente) |
| Indice estomático | 14.2 |

Comparaciones Interespecíficas

Otozamites ornatus n. sp. se diferencia de las otras especies estudiadas en la Formación Baqueró por las siguientes características: Otozamites waltonii Archangelsky y Baldoni (1972) posee menor densidad venosa por cm lineal, células epidérmicas y estomas de tamaño menor; Otozamites parviauriculata Menéndez (1966) posee pinnas y células epidérmicas de mayor tamaño, estomas de tamaño menor, papilas compuestas y dos tipos de pelos; Otozamites grandis Menéndez (1966) posee pinnas y células epidérmicas de mayor tamaño, menor densidad venosa por cm lineal y papilas compuestas.

También para la Formación Springhill correspondiente al Jurásico Superior - Cretácico Inferior de la Provincia de Santa Cruz y Chile austral, se describieron tres especies que presentaron las siguientes diferencias: Otozamites sanctae - crucis Feruglio (Archangelsky, 1976) posee pinnas de mayor tamaño, gran cantidad de papilas, pelos y tricomas gemados, estomas de menor tamaño y mayor número de papilas en sus células subsidiarias; Otozamites archangelskyi Baldoni y Taylor (1983) posee estomas de menor tamaño dispuestos irregularmente y mayor número de papilas en sus células subsidiarias; Otozamites parvus Seoane (1994) posee pinnas de ápices agudos, papilas simples y compuestas, células epidérmicas y estomas de menor tamaño y mayor número de papilas en sus células subsidiarias, (Cuadro Nº 12).

| Especies | Densidad venosa | Tamaño cél. epidérmicas | Tamaño estomas | Papilas |
|----------------------------|----------------------|--------------------------------|-----------------|----------------------|
| <u>Q. ornatus</u> | 30 venas x cm lineal | 44-117 μ m x 39-57 μ m | 34 x 78 μ m | simples |
| <u>Q. waltonii</u> | menor | menor | menor | simples |
| <u>Q. parvi-auriculata</u> | igual | mayor | menor | compuestas |
| <u>Q. grandis</u> | menor | mayor | igual | compuestas |
| <u>Q. sanctae - crucis</u> | igual | menor | menor | simples |
| <u>Q. archangelskvi</u> | igual | menor | menor | simples |
| <u>Q. parvus</u> | menor | menor | menor | simples y compuestas |

CONSIDERACIONES FINALES

El orden Bennettitales está muy bien representado en la Formación Baqueró, con una diversidad genérica que incluye a Otozamites Braun (Menéndez, 1966), Dictyozamites Oldham (Menéndez, 1966), Ptilophyllum Morris (Menéndez, 1966), Pterophyllum Brongniart (Menéndez, 1966) y Zamites Brongniart (Menéndez, 1966).

Las especies del género Otozamites, se caracterizan por poseer hojas pinnadas de márgenes enteros y textura membranacea.

Sus pinnas están cubiertas por escasas ceras epicuticulares y su epidermis abx. presenta diferentes tipos de tricomas simples o compuestos. Sus células epidérmicas tienen paredes muy sinuosas y ultraestructuralmente, la pared externa de la epidermis está constituida por una membrana cuticular engrosada y restos de la pared celular. Sus aparatos estomáticos son del tipo paracítico, formando cada célula subsidiaria una papila marginal que al unirse con la opuesta cierra parcialmente la cámara epistomática. El índice estomático es bajo (Cuadro N° 11).

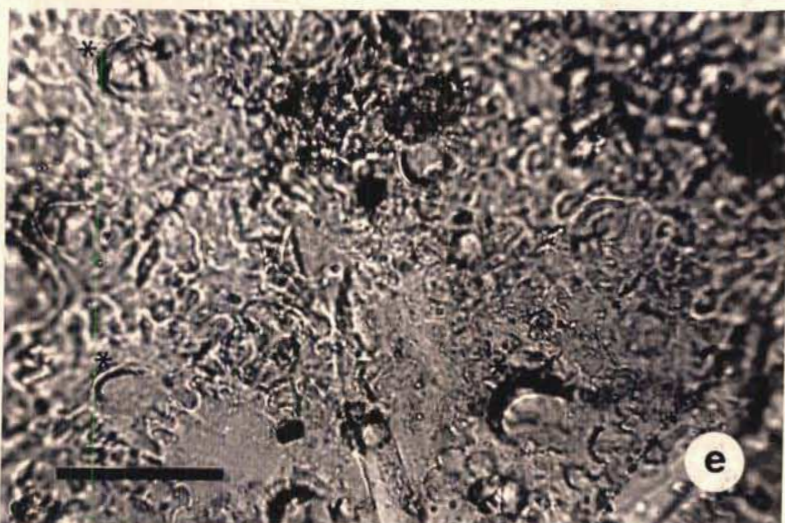
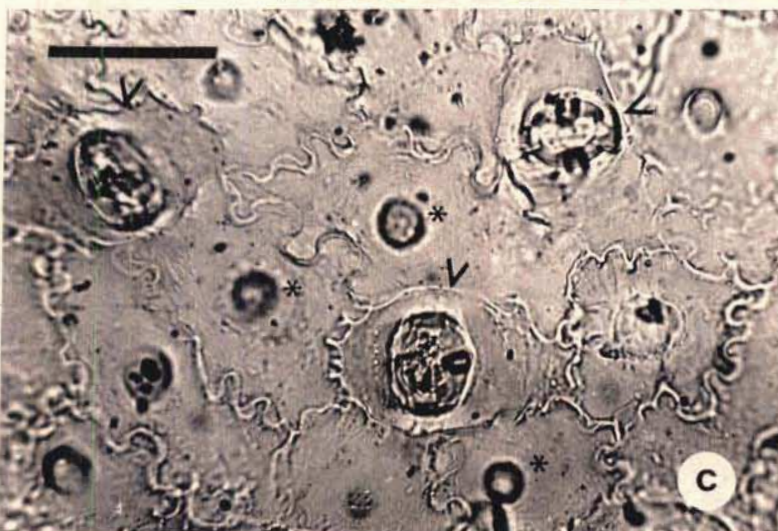
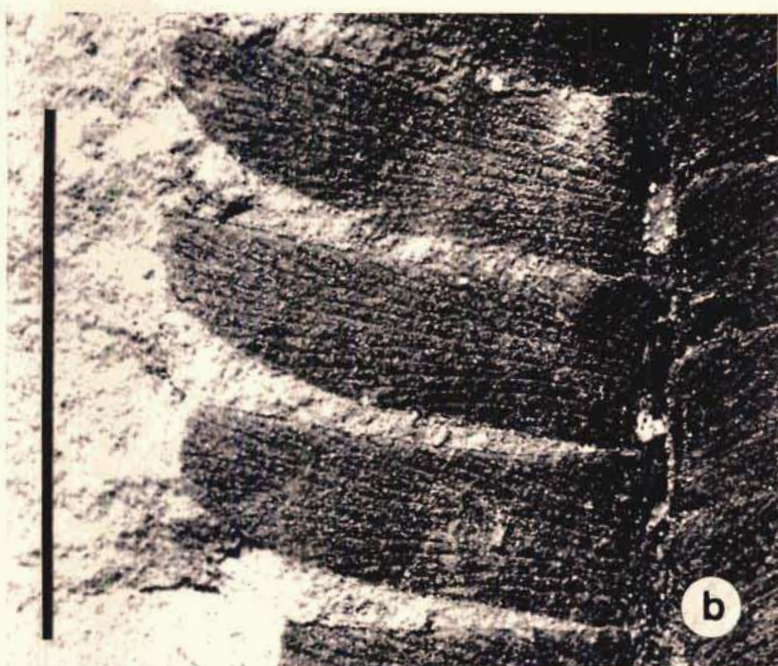


Lámina Nº 30: a - e: *Otozamites ornatus* n. sp.: a, holotipo, aspecto general; b, pinnas, detalle; c, epidermis abx., aspecto interno; bases papilares (asteriscos) y estomas (flechas); d, presencia de ceras epicuticulares (flechas); e, epidermis abx. con papilas (asteriscos), aspecto externo. Reglillas: a y b = 0.5 cm; c, d y e = 50 μ m.

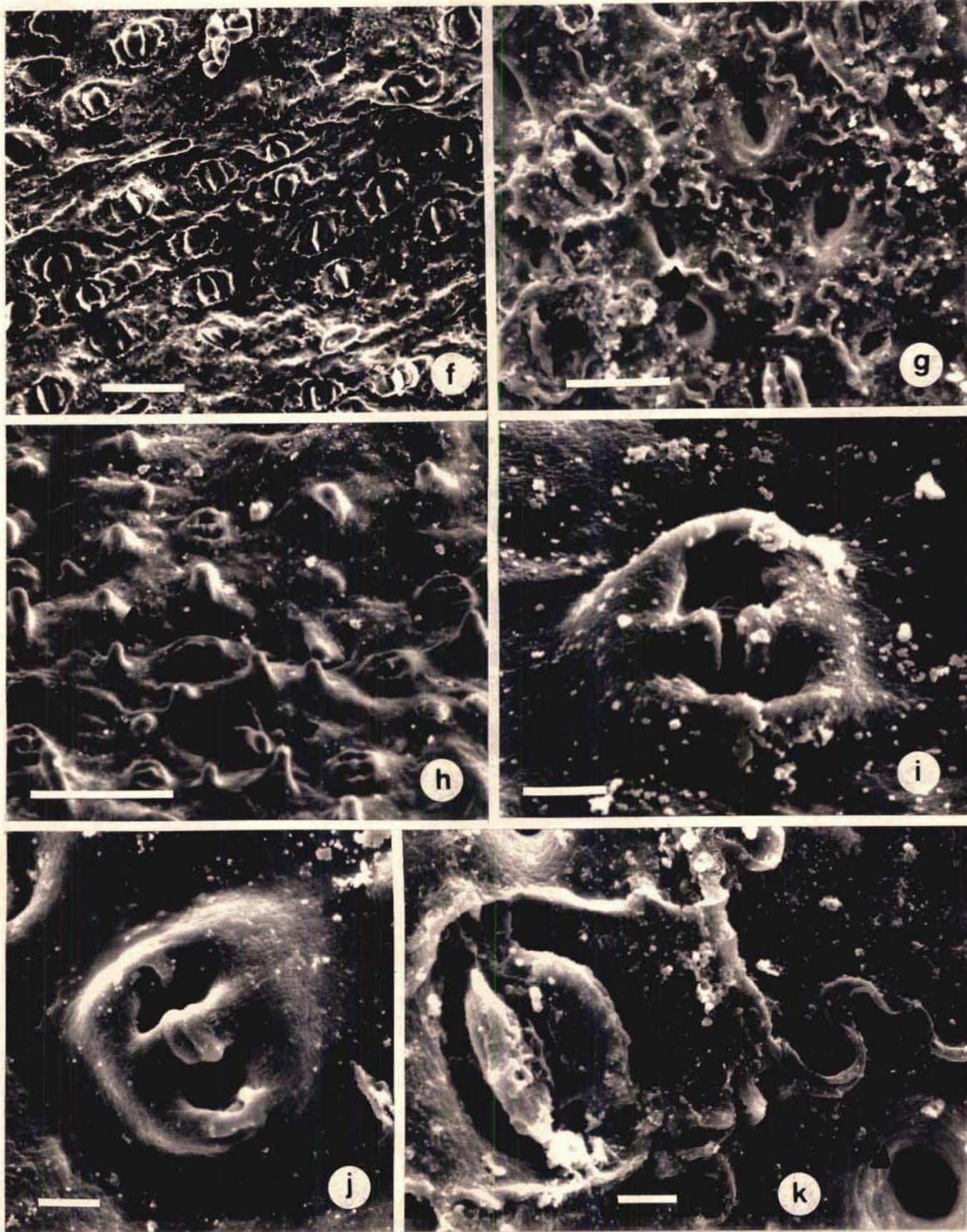


Lámina NO 31: f - k: *Otozamites ornatus* n. sp. con MEB: f, epidermis abx. con estomas, aspecto interno; g, epidermis abx. con estomas y bases papilares (flechas), detalle interno; h, epidermis abx. con estomas y papilas (flechas), detalle externo; i, estoma parcialmente cerrado, detalle; j, estoma totalmente cerrado, detalle; k, células oclusivas de un estoma y una base papilar (flecha), detalle. Reglillas: f y h = 100 μ m; g = 50 μ m; i, j y k = 10 μ m.

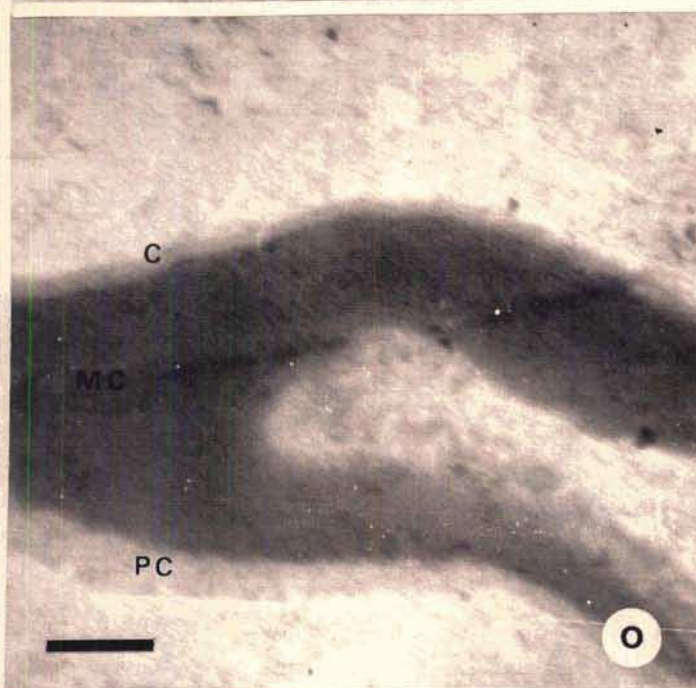
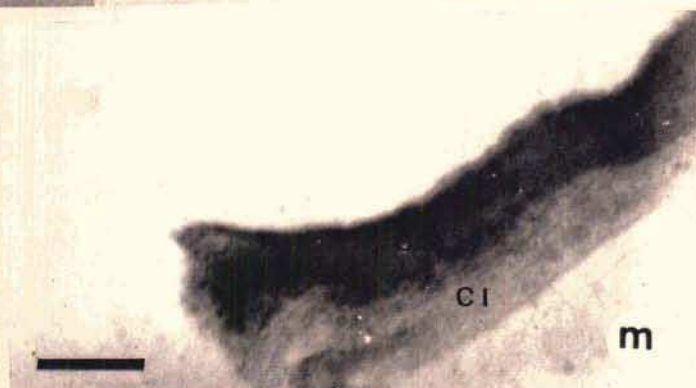
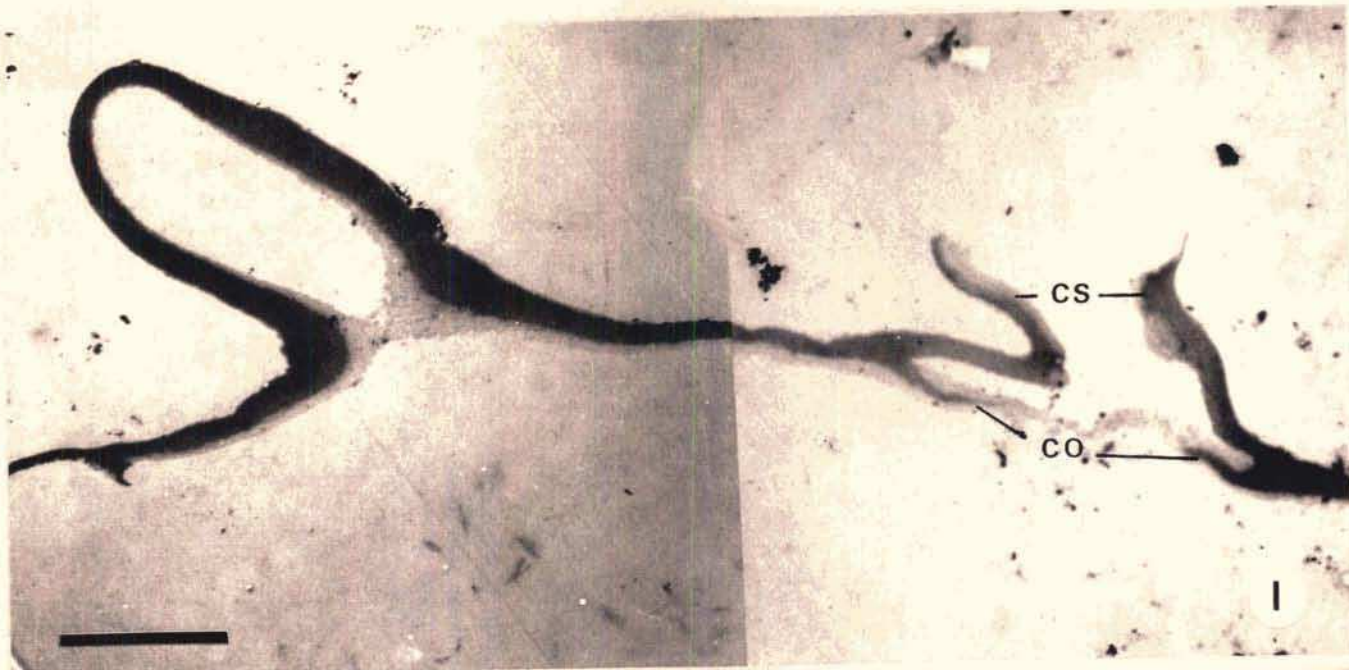


Lámina Nº 32: 1 - o: *Otozamites ornatus* n. sp. con MET: 1, CT de la pared externa de la epidermis abx. mostrando una papila y un estoma; CS: células subsidiarias; CO: células oclusivas; m, capas superior e inferior de la pared de una célula subsidiaria, detalle; n, pared externa de la epidermis a nivel papilar, detalle; o, pared periclinal externa de una célula oclusiva, detalle; C: cutícula; MC: membrana cuticular; CS: capa superior; CI: capa inferior; PC: pared celular. Reglillas: 1 = 10 μ m; m, n y o = 1 μ m.

CAPITULO 9

DIVISION GINKGOPHYTA

ORDEN GINKGOALES



CAPITULO 9

DIVISION: GINKGOPHYTA

ORDEN: GINKGOALES

MATERIAL FOSIL

Familia: Karkeniaceae

Karkenia incurva Archang. 1965 + Ginkgoites tigrensis Archang. 1965.

Género: Karkenia Archangelsky 1965

Inflorescencias femeninas, ovales o elongadas, compuestas por un eje central con óvulos pedunculados dispuestos irregularmente. Los óvulos son redondeados a ovalados y anátropos. Género cosmopolita que se originó en el Pérmico y se extinguió durante el Terciario (Archangelsky, 1970).

Especie Tipo: Karkenia incurva Archangelsky 1965

Inflorescencia femenina de 4.5 cm de largo y 1.3 cm de ancho, formada por más de 100 óvulos, densa e irregularmente dispuestos, unidos al eje principal por un pedúnculo delgado. Ovulos anátropos de 3.0 mm de largo, compuestos por cuatro membranas cutinizadas (Archangelsky, 1965).

Género: Ginkgoites Seward 1919

Archangelsky (1970) describe a las plantas de este género como posibles vegetales arbóreos, con hojas largamente pecioladas, flabeliformes, ampliamente cuneiformes, lámina dividida en varios lóbulos. Lóbulos ovalados, de márgenes enteros o incisos. Venación flabelada. Células epidérmicas de paredes rectas o sinuosas, con o sin papilas. Estomas haplocélicos, ubicados en la epidermis inferior, o en ambas epidermis, irregularmente distribuidos entre las venas. Células subsidiarias a veces engrosadas obturando el ostíolo.

Especie Tipo: Ginkgoites obovata (Nathorst) Seward 1919

Ginkgoites tigrensis Archangelsky 1965

Ginkgoites tigrensis Archangelsky, Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol., 10 (5), págs. 125-128, lám. 3, fig. 22 y lám. 4, figs. 23-26, (1965).

DIAGNOSIS AMPLIADA: Hojas simples, pequeñas a medianas, de láminas anchas, flabeliformes, divididas en 3 a 6 segmentos delgados, loriformes, unidos por una única base decurrente, con ápices redondeados, márgenes enteros y textura membranacea. Pecíolos largos y delgados. Venación flabelada. Epidermis adx. y abx. con células rectangulares a isodiamétricas. Estomas presentes en ambas epidermis, siendo escasos en la epidermis adx. Aparatos estomáticos de dos tipos: actinocíticos y tetracíticos, con un diámetro de 62 μm . Ultraestructuralmente, la pared externa de la epidermis está compuesta por una membrana cuticular y una pared celular. La membrana cuticular está formada por una cutícula delgada, una capa superior compacta y una capa inferior levemente reticulada.

MATERIAL ESTUDIADO: BA Pb 11556, 11557, 11558, 11559, 11560, 11561, 11581, 11582, 11583, 11584, 11585, 11586, 11587 y 11588; BA Pb Pm 237, 238, 239, 240 y 253; BA Pb MEB 50; BA Pb MET 153.

LOCALIDAD: Estancia Bajo Tigre, N.F. BTG y BTQ.

DESCRIPCION: Las hojas son simples, pequeñas a medianas, de láminas anchas, flabeliformes, de 1.5 - 4.5 cm de largo y 2 - 5 cm de ancho. Las láminas están divididas en 3 a 6 segmentos delgados, loriformes, de 1.5 - 4 cm de largo y 0.3 - 0.7 cm de ancho, unidos por una única base decurrente, con ápices redondeados, márgenes enteros y textura membranacea (Lám. 33, figs. a, b y c). Los pecíolos son largos, delgados, de hasta 3 cm de largo y 0.1 cm de ancho. La venación es flabelada, las venas están dispuestas radialmente desde la base, con una concentración de 18 - 20 venas por cm lineal y 12 a 14 venas por lóbulo (Lám. 33, fig. c). Se observan pequeños cuerpos ovales a redondeados entre las venas.

Observada con MO y MEB la hoja presenta su superficie cubierta por ceras epicuticulares (Lám. 33, fig. d). La epidermis adx. está formada por células rectangulares a isodiamétricas, de 31 - 70 μm de largo y 18 - 26 μm de ancho, de extremos rectos a aguzados. Se hallan dispuestas en hileras regulares paralelas a las venas. Sus paredes se presentan suavemente engrosadas y sus bordes ligeramente irregulares, con sinuosidades de 2.5 μm de ancho. La superficie celular es microgranulada (Lám. 34, fig. h). Se observan escasos estomas irregularmente dispuestos entre las venas de los lóbulos y cerca de los ápices, ausentes en el pecíolo y la base de la lámina.

La epidermis abx. está formada por células rectangulares a isodiamétricas de 39 - 78 μm de largo y 18 - 34 μm de ancho, de extremos rectos a aguzados. Sus paredes se presentan suavemente engrosadas y sus bordes ligeramente irregulares. La superficie celular es microgranulada. Las células se hallan dispuestas en hileras regulares paralelas a las venas (Lám. 34, fig. f).

Los estomas se disponen irregularmente entre las venas (Lám. 34, figs. f y g). El aparato estomático presenta un contorno circular a oval con un diámetro de 62 μm , siendo de dos tipos: actinocíticos con 5 a 6 células subsidiarias y tetracíticos con 4 células subsidiarias (Lám. 33, fig. d; y lám. 34, figs. e y j). En ambos tipos, una o dos células subsidiarias son compartidas con el estoma vecino. Estas células poseen paredes estriadas formando un reborde de 2 - 3 μm de espesor alrededor de las células oclusivas (Lám. 34, fig. i). Estas últimas presentan forma arrañada y paredes sin engrosamientos, encontrándose algo hundidas respecto de las subsidiarias (Lám. 34, fig. j). Índice estomático: 10.7.

El CT de una hoja observado con MET presenta la pared externa de la epidermis formada por una membrana cuticular algo engrosada (Lám. 35, fig. k). Esta membrana está compuesta por una delgada cutícula de 0.25 μm de espesor; por debajo de ella, encontramos dos capas: una superior de 1.0 μm de espesor, densa y compacta; y una inferior de 1.5 μm de espesor, de aspecto semejante a la anterior y escasamente reticulada, conservando en algunos sectores la presencia de finos cordones dispuestos irregularmente (Lám. 35, fig. l). Se observan además, pequeños lúmenes o espacios irregulares distribuidos en ambas capas (Lám. 35, figs. m y n). Finalmente, encontramos una capa de 1.5 μm de espesor y densidad electrónica menor que serían los restos de la pared celular (Lám. 35, figs. l y m).

En el ángulo de unión de dos células vecinas, la capa superior de la membrana cuticular adquiere un gran desarrollo, mientras que la capa inferior queda limitada a una franja delgada.

En los aparatos estomáticos, las células subsidiarias muestran un mayor engrosamiento de la capa inferior, mientras que la capa superior se mantiene constante tanto en estas células como en las oclusivas (Lám. 35, figs. k y l).

En el sedimento, las hojas se encuentran acompañadas por abundantes inflorescencias femeninas asignadas a Karkenian incurva

Archangelsky (1965) (Lám. 33, fig. a).

COMENTARIOS: Se amplía la diagnosis original de la especie realizada por Archangelsky en 1965, por haberse incluido en la misma, el estudio ultraestructural de las cutículas.

Comparaciones Interespecíficas

Para el Anfiteatro de Ticó de la misma Formación, se describió la especie Ginkgoites ticoensis Archang. (1965) que se diferencia de Ginkgoites tigrensis Archang. (1965) por poseer: hojas de menor tamaño y divididas en menor cantidad de lóbulos, menor concentración de venas por cm lineal, cutícula más delgada, células epidérmicas más grandes, estomas de tamaño menor y papilas en ambas epidermis, (Cuadro Nº 13).

| Especies | Tamaño hojas | Densidad venosa | Tamaño cél. epi. | Tamaño estomas | Papilas |
|---------------------------------|-----------------|--------------------|--------------------------|-------------------|------------------|
| <u>G. ti-</u> <u>grensis</u> | 4.5 cm | 20 venas x cm | 31-78 x 18-34 μ m | 62 μ m | no posee |
| <u>G. ti-</u> <u>coensis</u> | menor | menor | mayor | menor | en ambas epi. |

Taylor, W. et al. (1989), realizaron el estudio ultraestructural de fragmentos cuticulares de Ginkgoites tigrensis encontrados en el Anfiteatro de Ticó de la misma Formación. Los mismos se diferencian de los aquí analizados por ser más delgados y por tener una región polilamelada de 25 - 44 nm de espesor en la superficie externa de la cutícula. Si bien, no se describen capas en la membrana cuticular, sino las diferencias estructurales y de tinción entre las distintas áreas, se observa una gran similitud anatómica.

MATERIAL ACTUAL

Familia: Ginkgoaceae

Género: Ginkgo Linnaeus 1771

Parodi (1987) describe a los representantes del género como árboles dioicos de gran porte, con ramificación marcadamente monopodial y ramas extendidas lateralmente. Hojas flabeliformes y largamente pecioladas, que caen en otoño, dispuestas en fascículos sobre braquiblastos laterales. Flores masculinas amentiformes, bracteadas en la base, compuestas de numerosos estambres con las anteras bitecas y divergentes, que llevan en su interior granos de polen monosulcados. Flores femeninas reducidas a dos óvulos sostenidos por un largo pedúnculo común. Este género posee una única especie viviente originaria del este de Asia.

Especie Tipo: Ginkgo biloba Linnaeus 1771.

Ginkgo biloba Linnaeus

DESCRIPCION: Las hojas son simples, pequeñas a medianas, de láminas anchas, flabeliformes, de 3 - 8 cm de ancho, enteras o bilobuladas. Poseen ápice redondeado, levemente dentado, base decurrente, márgenes enteros y textura membranácea. Los pecíolos son largos y delgados, de hasta 3 cm de largo y 0.1 cm de ancho (Lám. 36, fig.a). La venación es flabelada, con numerosas venas dispuestas radialmente desde la base y con una concentración de 18 - 20 venas por cm lineal (Lám. 36, fig. b).

Observada con MO y MEB la hoja presenta su superficie densamente cubierta por ceras epicuticulares con aspecto de delgadas y cortas hebras (Lám. 37, figs. f, i y j).

La epidermis adx. está formada por células rectangulares a poligonales de 64 - 90 μ m de largo y 28 - 42 μ m de ancho, con

paredes levemente engrosadas y sinuosas. Presentan una disposición irregular y la superficie microgranulada y subpapilosa. No se observan estomas (Lám. 37, figs. e y f).

La epidermis abx. está formada por células rectangulares a poligonales de 56 - 70 μm de largo y 20 - 28 μm de ancho, con paredes levemente engrosadas y menos sinuosas que las adx. Se disponen irregularmente y presentan su superficie microgranulada. Cada una de las células posee externamente una a dos papilas de 17 μm de diámetro y 15 - 28 μm de alto (Lám. 37, figs. g y h).

Los estomas se hallan irregularmente distribuidos entre las venas. El aparato estomático es del tipo actinocítico, con un diámetro de 90 μm y 6 a 7 células subsidiarias (Lám. 36, fig. d). Cada una de estas células posee una papila que se orienta hacia el ostíolo, formando pequeñas rosetas, que protegen a las células oclusivas que se encuentran en un plano inferior respecto a las subsidiarias (Lám. 37, figs. h, i y j). Las células oclusivas son reniformes y presentan un repliegue cuticular alrededor del ostíolo. El mismo se halla semi ocluido por la presencia de abundantes ceras epicuticulares (Lám. 37, figs. i y j). Índice estomático: 9.1.

En el CT de una hoja, la epidermis superior está formada por células cuadrangulares, con paredes periclinales externas convexas. La epidermis inferior posee células globosas que forman papilas, en especial, alrededor de las células oclusivas (Lám. 36, fig. c).

El mesófilo está formado por un clorénquima en empalizada, con células alargadas que poseen gran cantidad de cloroplastos, y un clorénquima esponjoso con células subesféricas a alargadas, con menor cantidad de cloroplastos. Distribuidos en el mesófilo se observan varios canales mucilaginosos con epitelio de paredes finas (Lám. 36, fig. c).

Los haces vasculares son colaterales y poseen 5 a 8 elementos traqueales y un conspicuo floema. Los mismos se hallan rodeados por una vaina parenquimática con escasos cloroplastos. Por arriba y por abajo de los haces vasculares se observan grupos

de fibras de gran diámetro y paredes engrosadas (Lám. 36, fig. c).

Observada con MET la pared externa de la epidermis está formada por una membrana cuticular algo engrosada (Lám. 38, figs. k y l; lám. 39, fig. p). Esta membrana está constituida por una cutícula de 0.25 μm de espesor. Esta se continúa hacia abajo con dos capas: la superior de 0.75 μm de espesor, continua y compacta (Lám. 39, fig. q); y la inferior de 1.0 μm de espesor, reticulada, surcada por cientos de delgados cordones que la recorren en forma perpendicular a la superficie (Lám. 39, fig. q). Esta estructura de la pared epidérmica no es homogénea en toda la superficie de la hoja, ya que las capas cuticulares de la epidermis inferior son más delgadas que las de la superior (Lám. 39, figs. p y r). Finalmente, encontramos una pared celular de densidad electrónica menor, con 2.0 μm de espesor, gruesa y de aspecto laminar, con laminillas paralelas a la superficie (Lám. 38, fig. n; y lám. 39, fig. o).

En el ángulo de unión de dos células vecinas se observa un mayor desarrollo de la capa cuticular superior y una interfase membrana cuticular - pared celular muy notoria (Lám. 38, fig. m).

En los aparatos estomáticos, las capas cuticulares, en especial la superior, adquieren mayor grosor, principalmente, en los extremos apicales de las papilas y en las paredes periclinales externas de las células subsidiarias. Asimismo, la pared periclinal externa de las células oclusivas es más gruesa que la interna.

En el siguiente cuadro comparativo se resumen los caracteres epidérmicos de la especie fósil y actual (Cuadro N° 14).

CUADRO COMPARATIVO

| Caracteres | <u>Ginkgoites</u> <u>tigrensis</u> F. | <u>Ginkgo biloba</u> A. |
|-------------------------|--|--------------------------------------|
| Forma de vida | arbórea ? | arbórea |
| Hojas: tipo | simples | simples |
| tamaño | pequeñas a medianas | pequeñas a medianas |
| forma | flabeliformes | flabeliformes |
| lámina | dividida en varios lóbulos | entera o dividida en 2 lóbulos |
| ápice | redondeado | redondeado y dentado |
| base | decurrente | decurrente |
| márgenes | enteros | enteros |
| textura | membranácea | membranácea |
| venación | flabelada | flabelada |
| venas principales | derechas y ramificadas | derechas y ramificadas |
| Ceras epicuticulares | escasas | muy abundantes |
| Epidermis: células | rectangulares a isodiamétricas | rectangulares a poligonales |
| paredes | levemente engrosa- das y sinuosas | levemente engrosa- das y sinuosas |
| Pared ext. epi. | cutícula delgada | cutícula delgada |

| | | |
|---------------------|---|--|
| | capa sup. compacta capa inf. levemente reticulada | capa sup. compacta capa inf. reticulada |
| | pared celular gruesa | pared celular gruesa y laminar |
| Ornament. epidermis | lisa | adx.: subpapilosa abx.: papilosa |
| Ap. estomát.: tipo | actinocítico y tetracítico | actinocítico |
| Células oclusivas | algo hundidas | hundidas |
| Cél. subsidiarias | 4 a 6 (forman un reborde) | 6 a 7 (forman rosetas de papilas) |
| Indice estomático | 10.7 | 9.1 |

CONSIDERACIONES FINALES

En 1969 Krassilov realizó el estudio de las plantas pertenecientes al orden Ginkgoales encontradas en los sedimentos del río Bureja de Siberia (Jurásico Superior - Cretácico Inferior), confirmando la heterogénea naturaleza de las Ginkgoales fósiles. Krassilov describió dos tipos de inflorescencias femeninas (Karkenia Archang. y Umaltolepis) y varios tipos de hojas (Ginkgoites Seward, Baiera F. Braun, Ginkgoidium Yokoyama, Sphenobaiera Florin, etc.). Las hojas fueron reagrupadas en tres familias, Ginkgoaceae, Karkeniaceae y Pseudotorelliaceae, de acuerdo con la fructificación o inflorescencia a las que se hallaban asociadas, siendo las Karkeniáceas las más antiguas del Orden.

Según Krassilov (op. cit.) Karkenia y Umaltolepis son lo suficientemente semejantes al megasporofilo de Ginkgo biloba como

para justificar su inclusión dentro del mismo Orden, pero existen diferencias que permiten crear una nueva familia para cada una de ellas. Para este autor, la fertilización de Karkenía y Ginkgo biloba es similar, pero la morfología del megasporofilo y las membranas cutinizadas de las semillas son diferentes.

Como Karkenía incurva se halla en íntima asociación con Ginkgoites tigrensis se realizó una breve descripción de la misma, no así su estudio comparado con el megasporofilo de Ginkgo biloba, por exceder el objetivo del presente trabajo.

En la Formación Baqueró, el orden Ginkgoales está representado solamente por el género Ginkgoites, con dos especies: G. tigrensis y G. ticoensis (Archangelsky, 1965).

Entre las hojas de Ginkgoites tigrensis y Ginkgo biloba encontramos las siguientes diferencias: Ginkgoites tigrensis presenta la lámina dividida en tres a seis lóbulos, los aparatos estomáticos son tetracíticos y actinocíticos, sus células subsidiarias forman un reborde de paredes bajas y su índice estomático es de 10.7; en cambio, Ginkgo biloba posee hojas enteras o divididas en dos lóbulos, los aparatos estomáticos son del tipo actinocítico, sus células subsidiarias forman una roseta de papilas alrededor del estoma y su índice estomático es de 9.1. Ultraestructuralmente, la pared externa de la epidermis de ambas especies, presenta pequeñas diferencias en la membrana cuticular y la pared celular (Cuadro N° 14).



Lámina NO 33: a - d: *Ginkgoites tigrensis* Archang.: a, hojas e inflorescencias femeninas (flechas), aspecto general; b, hojas, detalle; c, venación, detalle; d, epidermis abx. con estomas (flechas) y ceras epicuticulares alrededor de los mismos. Reglillas: a, b y c = 0.5 cm; d = 100 μ m.

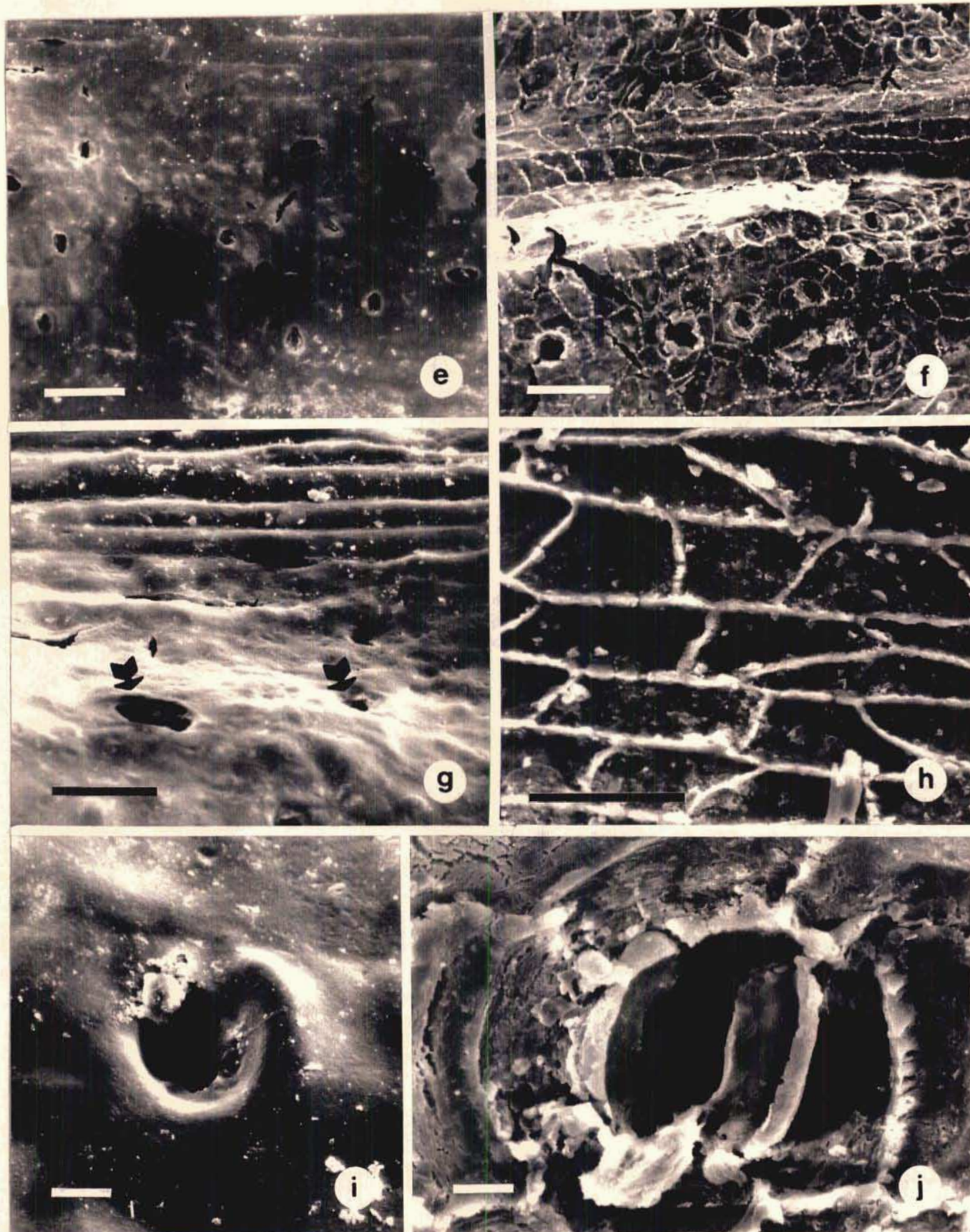


Lámina NO 34: e - j: *Ginkgoites tigrensis* Archang. con MEB: e, epidermis abx., aspecto externo; f, epidermis abx., aspecto interno; g, estomas (flechas), detalle; h, paredes celulares de la epidermis adx., detalle; i, estoma, detalle externo; j, células oclusivas de un estoma, detalle. Reglillas: e y f = 100 μ m; g y h = 50 μ m; i y j = 10 μ m.

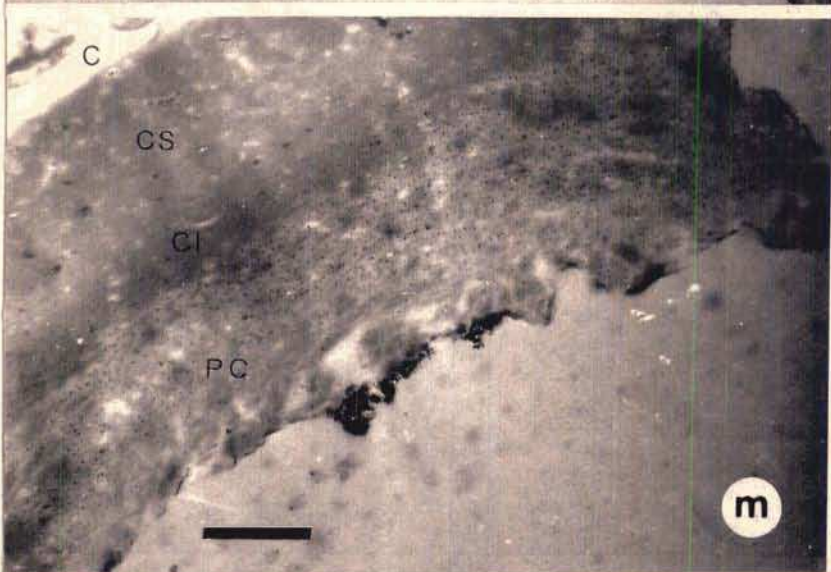
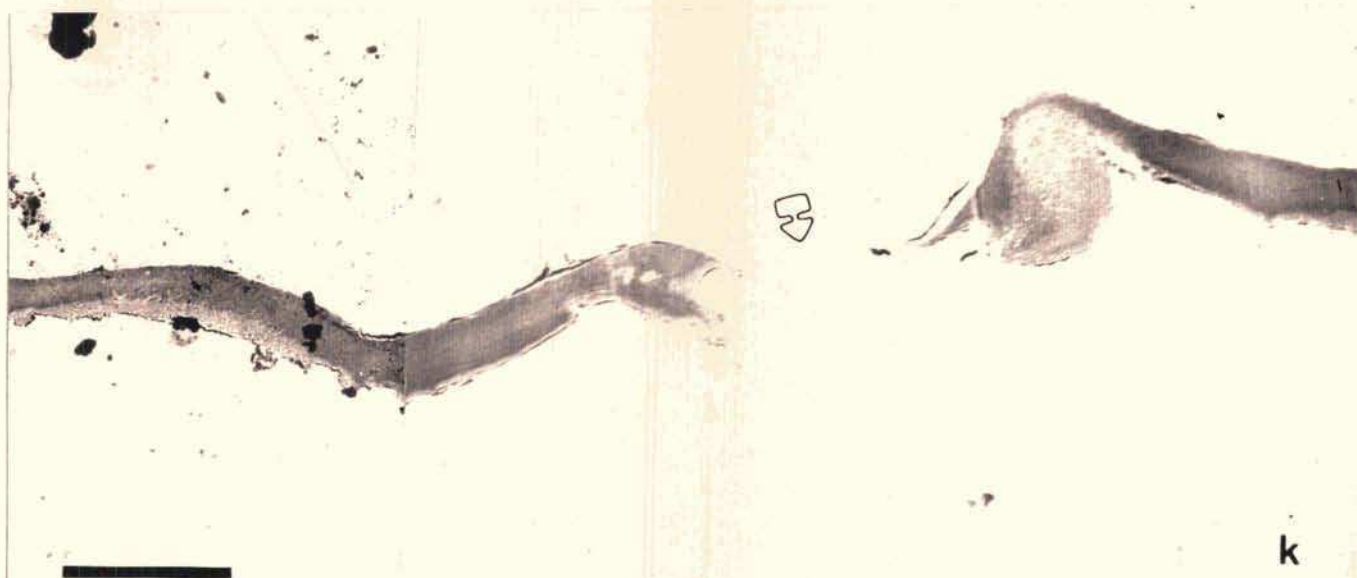


Lámina Nº 35: k - n: *Ginkgoites tigrensis* Archang. con MET: k, CT de la epidermis abx. con un estoma (flecha); l, pared de un estoma, detalle; m y n, pared externa de la epidermis, detalle; C: cutícula; CS: capa superior; CI: capa inferior; PC: pared celular. Reglillas: k = 10 μ m; l, m y n = 1 μ m.

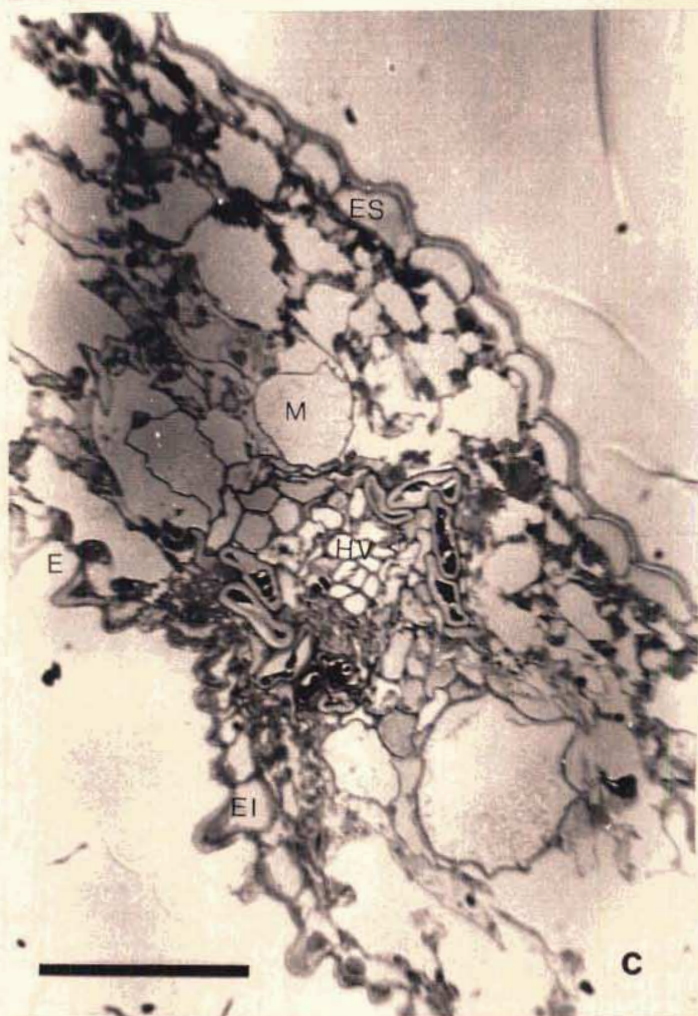
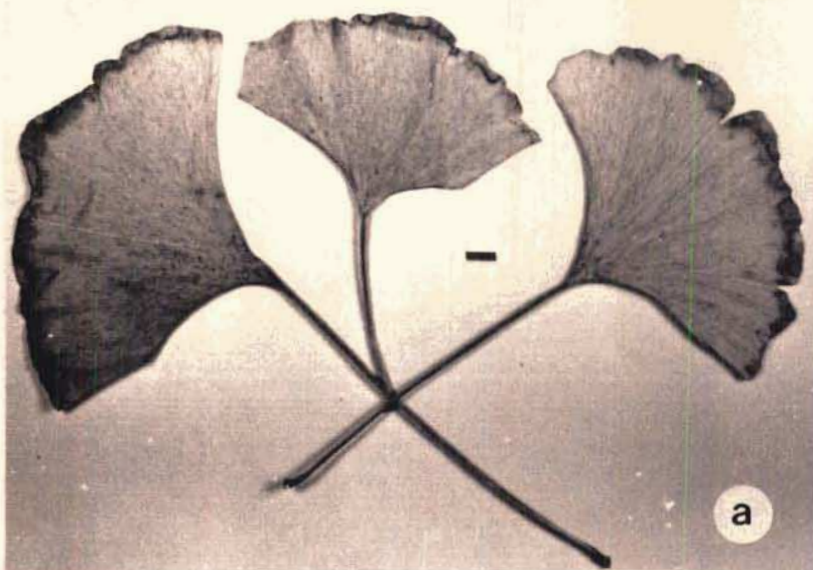


Lámina Nº 36: a - d: Ginkgo biloba L.: a, hojas, aspecto general; b, venación, detalle; c, CT de una hoja; ES: epidermis adx.; M: mesófilo; HV: haz vascular; EI: epidermis abx.; E: estoma; d, epidermis abx., aspecto general. Reglillas: a y b = 0.5 cm; c y d = 100 μ m.

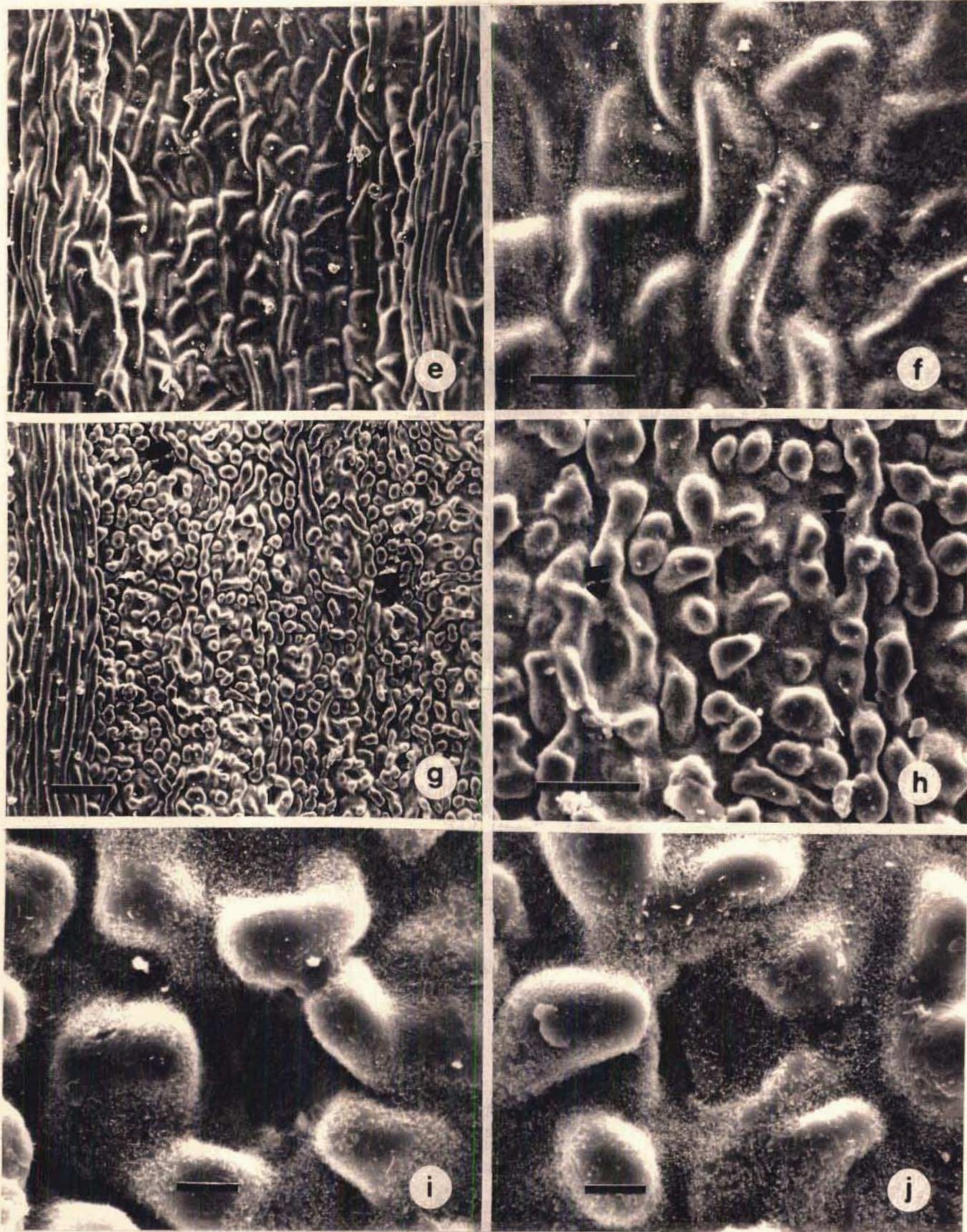


Lámina Nº 37: e - j: Ginkgo biloba L. con MEB: e, epidermis adx., aspecto general; f, epidermis adx., detalle; g, epidermis abx., aspecto general; estomas (flechas); h, epidermis abx.; estomas (flechas), detalle; i y j, estomas, detalle. Reglillas: e y g = 100 μ m; f y h = 50 μ m; i y j = 10 μ m.

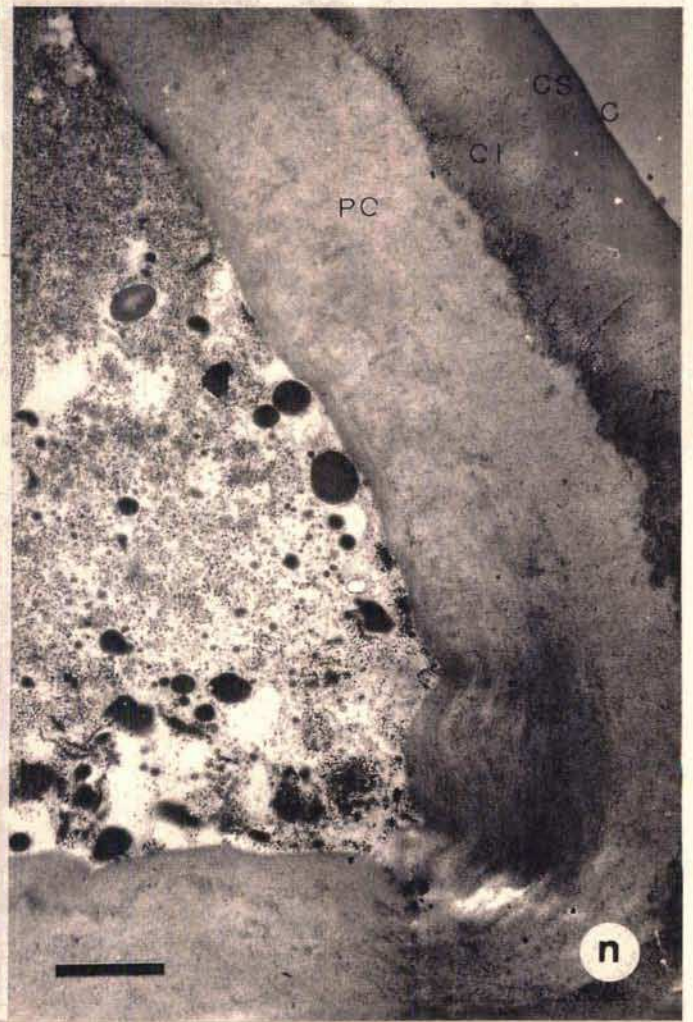
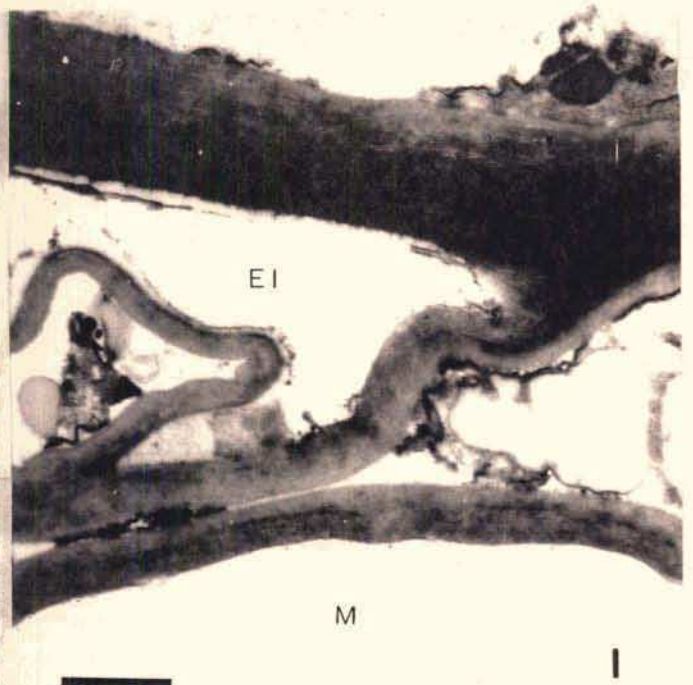
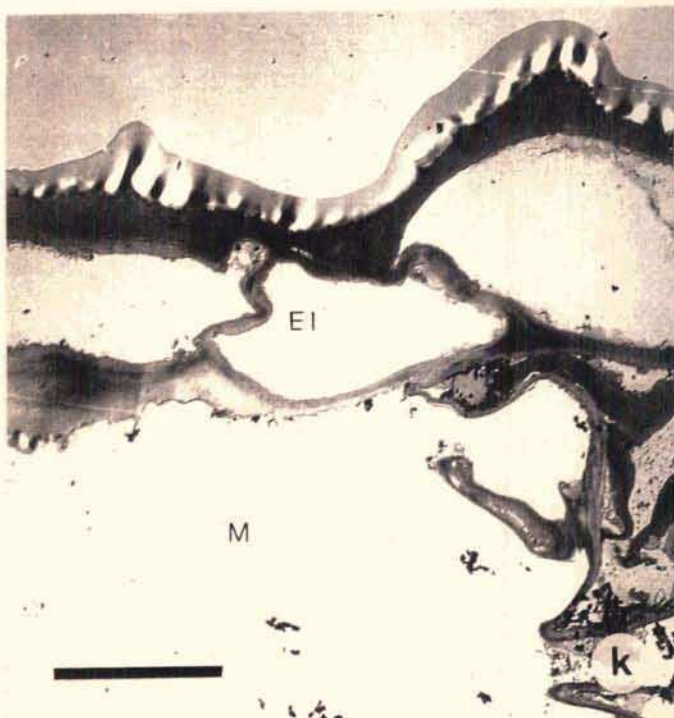


Lámina Nº 38: k - n: Ginkgo biloba L. con MET: k, CT de la epidermis abx. (EI); M: mesófilo; l, detalle de la anterior; m, interfase membrana cuticular - pared celular (flechas) en una pared anticlinal, detalle; n, pared externa de la epidermis, detalle; C: cutícula; CS: capa superior; CI: capa inferior; PC: pared celular. Reglillas: k = 10 μ m; l, m y n = 1 μ m.

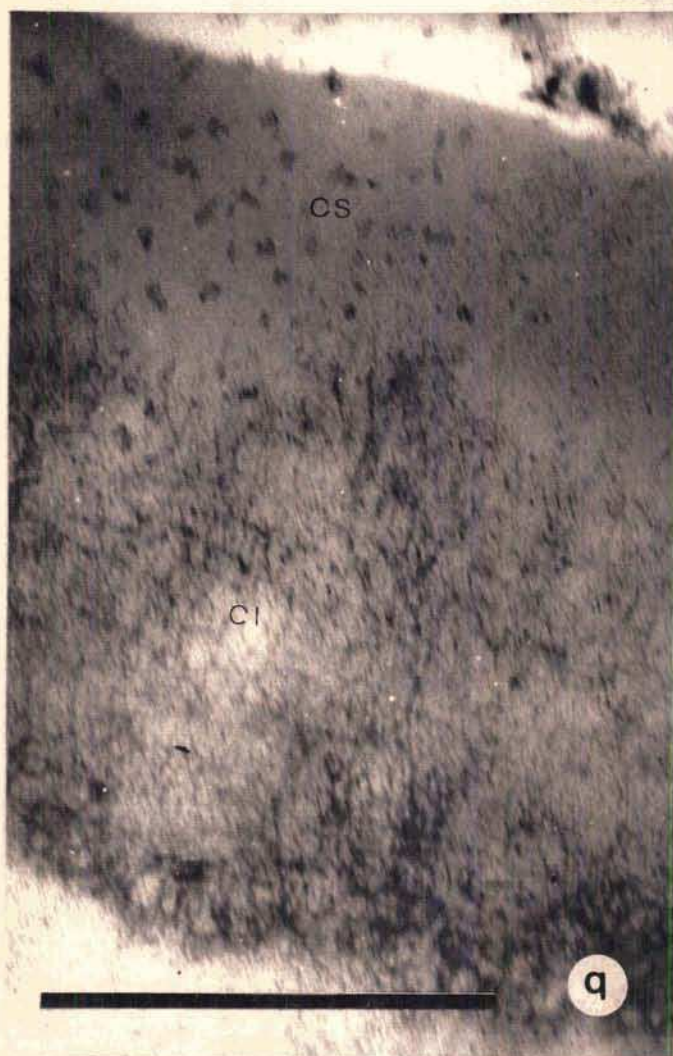
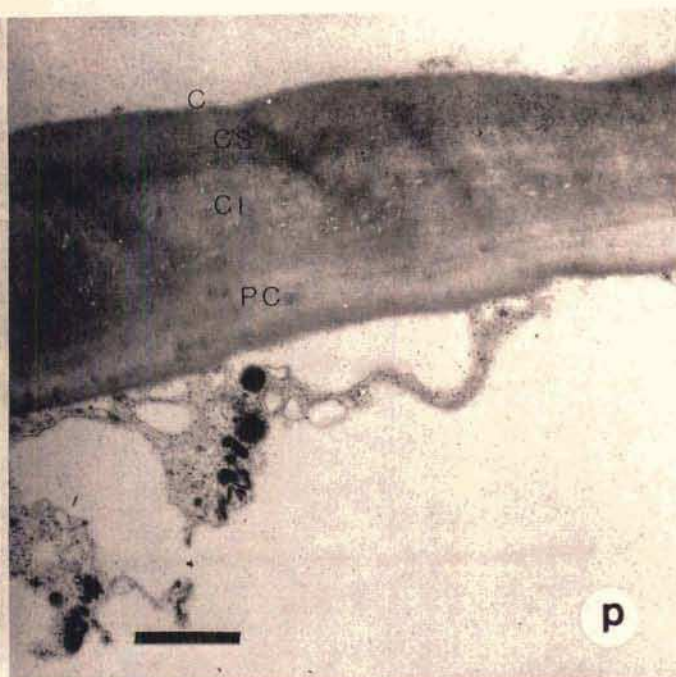
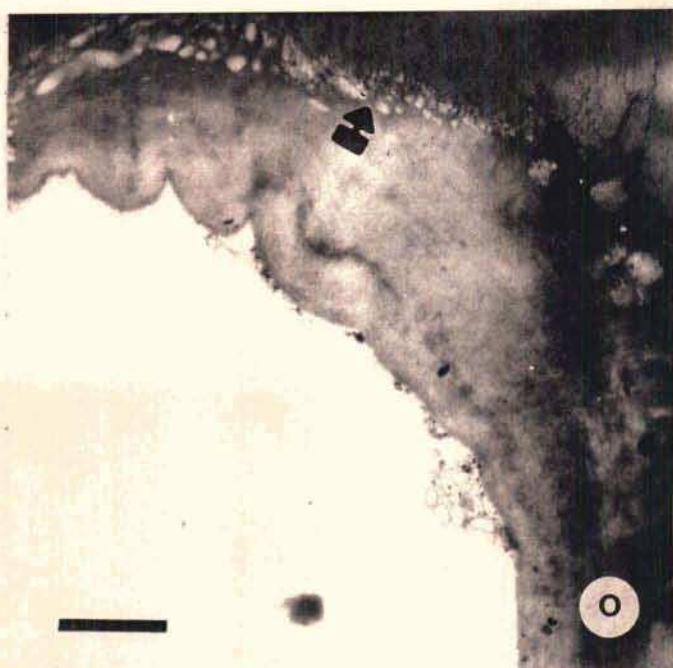


Lámina Nº 39: o - r: Ginkgo biloba L. con MET: o, interfase membrana cuticular - pared celular (flecha) en una pared periclinal externa, detalle; p, CT de la pared externa de la epidermis adx.; q, membrana cuticular, detalle; r, CT de la pared externa de la epidermis abx.; C: cutícula; CS: capa superior; CI: capa inferior; PC: pared celular. Reglillas: o - r = 1 μ m.

CAPITULO 10

DIVISION CONIFEROPHYTA

ORDEN CONIFERALES



CAPITULO 10

DIVISION: CONIFEROPHYTA

ORDEN: CONIFERALES

MATERIALES FOSILES

Familia: Cheirolepidiaceae

Género: Tomaxellia Archangelsky 1963

Archangelsky (1963, 1968) describió a los representantes de este género como plantas leñosas con ramificaciones hasta de cuarto orden. Hojas decurrentes, insertadas espiraladamente, homomórficas o dimórficas y con cutícula gruesa. Hojas anfiestomáticas. Epidermis inferior con estomas irregularmente distribuidos. Epidermis superior con estomas generalmente dispuestos en dos bandas desde la base hasta cerca del ápice. Estomas mono a dicíclicos. Células epidérmicas alargadas, rectangulares. Hipodermis cutinizada. Conos masculinos pequeños, ovales, insertados en los ápices o lateralmente en las ramas. Microsporofilos con pequeños grupos de microsporangios. Granos de polen del tipo Classopollis Pflug, generalmente, preservados en tétrades, con una lesura trilete proximal, un adelgazamiento distal semejante a un colpo y una rímula ecuatorial. Conos femeninos ubicados en los extremos de las ramas, ovales a elípticos, formados por un eje central con brácteas y escamas ovulíferas en una compacta espiral. Escamas con dos óvulos. Este género se conoce sólo para el Cretácico Inferior de Argentina.

Especie Tipo: Tomaxellia degiustoi Archangelsky 1963

Tomaxellia biforme (Archang.) Archangelsky 1968

Tomaxellia biforme Archangelsky, Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol., 13 (5), págs. 291-294, lám. 4, figs. 18-20 y lám. 7, fig. 51, (1966).

Tomaxellia biforme Archangelsky, J. Linn. Soc. (Bot.), 61 (384), págs. 153-165, (1968).

DIAGNOSIS AMPLIADA: Plantas leñosas con ramificaciones de cuarto orden. Hojas de inserción espiralada. Presentan dimorfismo foliar. Hojas mayores simétricas, ovado - angostas, con ápice agudo, base decurrente, márgenes enteros y textura coriácea. Hojas menores simétricas, ovado - angostas, con ápice redondeado, base sagitada, márgenes enteros y textura coriácea. Ambos tipos de hoja con venación hifódroma. Epidermis adx. y abx. con células 2rectangulares a isodiamétricas. Superficie adx. libre de tricomas. Extremo proximal de la superficie abx. cubierto con papilas de posición excéntrica. Estomas presentes en ambas epidermis. Aparatos estomáticos del tipo ciclocítico, con un diámetro de 70 μm y 4 a 5 células subsidiarias. Ultraestructuralmente, la pared externa de la epidermis está compuesta por una membrana cuticular y una pared celular. La membrana cuticular está constituida por una cutícula delgada, una capa superior compacta y una capa inferior reticulada.

MATERIAL ESTUDIADO: BA Pb 11413 y LP 7531; BA Pb Pm 246, 247, 248, 249 y 252; BA Pb MEB 49; BA Pb MET 155.

LOCALIDAD: Estancia Bajo Grande.

DESCRIPCION: Plantas leñosas con ramificaciones de cuarto orden. Los braquiblastos tienen 1 mm de ancho y poseen hojas de inserción espiralada. Presentan dimorfismo foliar (Lám. 40, fig.

a y c). Las hojas mayores son simétricas, ovado - angostas, de 4 mm de largo y 2 mm de ancho, con ápice agudo, base decurrente, márgenes enteros y textura coriácea. Las hojas menores son simétricas, ovado - angostas, de 1 mm de largo y 0.5 mm de ancho, con ápice redondeado, base sagitada, márgenes enteros, textura coriácea y se hallan adpresas al tallo. Los dos tipos de hojas poseen venación hifódroma (Lám. 40, fig. b).

Observada con MO y MEB las hojas presentan sus superficies cubiertas por escasas ceras epicuticulares (Lám. 40, fig. d). La epidermis adx. está formada por células rectangulares a isodiamétricas, de 34 - 70 μm de largo y 16 - 26 μm de ancho, con paredes rectas, algo engrosadas y superficie celular lisa a micropunteada. Las células se hallan dispuestas irregularmente entre las venas.

La epidermis abx. está formada por células rectangulares a isodiamétricas de 31 - 52 μm de largo y 16 - 26 μm de ancho. Sus paredes son rectas y miden 2.5 μm de ancho. La superficie celular es similar a la de la epidermis adx. Las células se disponen en hileras irregulares entre las venas (Lám. 41, fig. g).

Hacia el extremo basal, las células poseen en su superficie una única papila de posición excéntrica. Estas papilas son gemadas y pequeñas, con 8 μm de diámetro (Lám. 41, figs. g y h).

Los estomas se encuentran en ambas caras y están distribuidos entre las venas sin una orientación definida (Lám. 40, fig. d; y lám. 41, figs. e y f). El aparato estomático presenta un contorno circular a oval de 70 μm de diámetro. El mismo es del tipo ciclocítico con 4 a 5 células subsidiarias de paredes engrosadas, que forman un reborde de 8 μm de alto alrededor de las células oclusivas (Lám. 41, fig. j). Estas últimas tienen forma arrifionada y se hallan hundidas con relación a las subsidiarias (Lám. 41, fig. i). Índice estomático: 6.8.

El CT de una hoja observado con MET presenta la pared externa de la epidermis compuesta por una membrana cuticular gruesa (Lám. 42, fig. k). Esta membrana está formada por una cutícula de 0.5 μm de espesor; por debajo, se encuentra una zona

de 4.5 μm de espesor, formada por dos capas; la superior, de aspecto compacto y la inferior, de aspecto reticulado, formada por delgados cordones dispuestos irregularmente, pero con una tendencia paralela a la superficie. Estos cordones se hacen muy conspicuos en la zona lindante con la pared celular (Lám. 42, fig. o). Finalmente, hallamos una capa de 1.0 μm de espesor, de densidad electrónica menor, que correspondería a los restos de la pared celular (Lám. 42, fig. m y n).

Las paredes anticlinales presentan en el ángulo de unión de dos células vecinas un desarrollo muy importante de la capa inferior de la membrana cuticular, que se prolonga hacia la pared celular (Lám. 42, fig. n).

Los aparatos estomáticos poseen ambas capas cuticulares muy engrosadas en especial, en las paredes periclinales externas de las células oclusivas y en toda la superficie de las subsidiarias (Lám. 42, fig. l).

COMENTARIOS: Se amplía la diagnosis de la especie realizada por Archangelsky en 1968, por haberse incluido en la misma, el estudio ultraestructural de las cutículas foliares.

Comparaciones Interespecíficas

Para la misma Formación se describió otra especie denominada Tomaxellia degiustoi (Archang.) Archangelsky (1966). Se trata de la especie tipo y se diferencia de Tomaxellia biforme (Archang.) Archangelsky (1968), por poseer: hojas homomórficas, más grandes y alargadas; cutícula más gruesa; estomas dispuestos en dos hileras sobre ambas epidermis; células epidérmicas y estomas de tamaño menor, (Cuadro N° 15).

| Especies | Tipo de hojas | Tamaño de las hojas | Tamaño cél. epi. | Tamaño estomas |
|---------------------|-------------------|---------------------|------------------------------|----------------|
| <u>T. biforme</u> | homo y dimórficas | 1 a 4 mm | 31 - 70 x 16 - 26 μ m | 70 μ m |
| <u>T. degiustoi</u> | homomórficas | mayor | menor | menor |

Familia: Taxodiaceae

Género: Athrotaxis D. Don 1839

Archangelsky (1970) describió a los representantes del género como posibles vegetales arbóreos con ramas en general, de un solo tipo, a veces de dos (braquiblastos y macroblastos). Hojas homomórficas, más raramente di o polimórficas, desde linear lanceoladas, aciculadas, hasta escuamiformes, uninervadas. Cutícula gruesa. Estomas irregularmente distribuidos en la epidermis superior y ocasionalmente en la inferior. Células epidérmicas isodiamétricas a alargadas. Conos masculinos pequeños, apicales o laterales, aislados o reunidos en grupos. Granos de polen subesféricos e inaperturados. Conos femeninos apicales, globosos, con brácteas y escamas ovulíferas soldadas en disposición espiralada o decusada, con dos a numerosos óvulos cada una. En Patagonia, se ha descrito una especie fósil para el Cretácico Inferior de Santa Cruz. Restos fósiles de este género se conocen también para otras provincias gondwánicas, como India. El género actualmente es endémico de Tasmania y posee tres especies (Florin, 1931).

Especie Tipo: Athrotaxis cupressoides D. Don 1839

Athrotaxis ungeri (Halle) Archangelsky 1963

Basiónimo: Athrotaxites ungeri Halle, K. svenska VetenskAkad. Handl., 51 (3), págs. 1-58, lám. 1-5, (1913).

Athrotaxis ungeri (Halle) Archangelsky, Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol., 8 (2), págs. 83-86, lám. 6, fig. 35, lám. 7, fig. 42, lám. 10, figs. 67-69 y lám. 12, fig. 78, (1963).

DIAGNOSIS AMPLIADA: Plantas leñosas con ramificaciones de tercer orden o más. Hojas homomórficas de disposición espiralada. Hojas pequeñas, simétricas, oblatas, con ápice acuminado, base redondeada, márgenes parcialmente serrados y textura coriácea. Venación hifódroma, poco visible. Células epidérmicas rectangulares a isodiamétricas. Superficie adx. libre de tricomas. Extremo basal de la epidermis abx. cubierto por papilas mameliformes. Estomas presentes en ambas epidermis. Aparatos estomáticos del tipo ciclocítico, con un diámetro de 60 μ m y 4 a 5 células subsidiarias. Hipodermis formada por varios estratos celulares. Ultraestructuralmente, la pared externa de la epidermis está compuesta por una membrana cuticular y una pared celular. La membrana cuticular está formada por una cutícula delgada, una capa superior laminar y una capa inferior reticulada.

MATERIAL ESTUDIADO: BA Pb 11562; BA Pb Pm 241, 242, 243, 244, 245 y 254; BA Pb MEB 48; BA Pb MET 9.

LOCALIDAD: Estancia Bajo Tigre, N.F. BTQ.

DESCRIPCION: Plantas leñosas con ramificaciones de tercer orden o más. Los braquiblastos son cortos, tienen hojas escuamiformes, adpresas, dispuestas en forma espiralada.

Las hojas son pequeñas, simétricas, oblatas, de 2 mm de

largo y 1.5 mm de ancho. Poseen ápice acuminado, base redondeada, márgenes parcialmente serrados y textura coriácea. La venación es hifódroma, poco visible (Lám. 43, fig. a).

Observada con MO y MEB la hoja presenta su superficie cubierta por escasas ceras epicuticulares (Lám. 43, fig. c). La epidermis adx. está formada por hileras regulares de células epidérmicas rectangulares a isodiamétricas de 29 - 55 μm de largo y 13 - 26 μm de ancho, con lados rectos y ángulos redondeados. Estas células poseen paredes engrosadas (3 μm de espesor) y superficie microgranulada (Lám. 44, figs. e y f).

La epidermis abx. está formada por hileras regulares de células epidérmicas rectangulares a isodiamétricas de 31 - 52 μm de largo y 15 - 25 μm de ancho, de paredes rectas y ángulos redondeados. Estas células poseen paredes fuertemente engrosadas (5 μm de espesor) y superficie microgranulada (Lám. 43, fig. b).

En el extremo basal de la hoja, la epidermis abx. se encuentra totalmente cubierta por papilas mameliformes de paredes gruesas y 26 μm de diámetro (Lám. 44, fig. i). En esta zona observamos también escasos estomas cuyas células subsidiarias forman papilas de 20 μm de diámetro, que protegen al ostíolo.

Los estomas se hallan en ambas caras. En general, son escasos y se disponen en hileras cercanas a los bordes de la hoja (Lám. 43, fig. b; y lám. 44, fig. h).

El aparato estomático es grande, circular, de 60 μm de diámetro, del tipo ciclocítico con generalmente 5 células subsidiarias de paredes engrosadas, las células oclusivas se hallan hundidas respecto de las anteriores. Índice estomático: 8.8.

Hacia el ápice, encontramos los márgenes laterales con pequeños dientes de tamaño irregular (10 - 26 μm de alto). Cada diente está formado por una célula epidérmica alargada (Lám. 44, figs. g y h).

El CT de una hoja observado con MET presenta una epidermis simple y una posible hipodermis compuesta por varios estratos celulares (Lám. 43, fig. d; y lám. 44, fig. j). La pared externa

de la epidermis está compuesta por una membrana cuticular engrosada. Esta membrana está formada por una cutícula continua de 0.5 μm de espesor; por debajo de ella, se encuentran dos capas; la superior de 1.0 μm de espesor, laminar y compacta; y la inferior de 2.0 μm de espesor, reticulada, formada por finos cordones que en general, se disponen perpendiculares a la superficie. Finalmente, se observa una capa de 0.5 μm de espesor, de densidad electrónica menor, que correspondería a los restos de la pared celular (Lám. 45, fig. n; y lám. 46, fig. p).

Si analizamos el CT del sector basal de la hoja, desde la zona media hasta el borde foliar, distinguimos tres áreas bien delimitadas y con características anatómicas diferentes: un área media o central, formada por dos a cuatro estratos celulares con las capas cuticulares muy engrosadas, donde las células superiores poseen paredes más gruesas que las inferiores (Lám. 45, fig. k; y lám. 46, fig. o); un área papilar formada por varios estratos celulares irregularmente distribuidos, donde las capas cuticulares son más delgadas, salvo en los extremos apicales de las papilas (Lám. 45, fig. m); por último, el borde de la hoja está formado por un único estrato celular que presenta sus capas cuticulares poco engrosadas (Lám. 45, fig. l).

En las paredes anticlinales, en el ángulo de unión de dos células vecinas, se observa un mayor desarrollo de la capa inferior de la membrana cuticular, que se prolonga hacia la pared celular (Lám. 46, fig. o).

Los aparatos estomáticos presentan un fuerte engrosamiento de la capa cuticular reticulada, en las paredes periclinales externas de las células oclusivas y en toda la superficie de las subsidiarias.

COMENTARIOS: Se amplía la diagnosis de la especie enmendada por Archangelsky en 1963, por haberse incluido en la misma, el estudio ultraestructural de las cutículas.

Comparaciones Interespecíficas

En la actualidad, el género Athrotaxis vive solamente en Tasmania y está representado por tres especies: A. cupressoides D. Don, A. selaginoides D. Don y A. laxifolia Hook. Estas especies son muy semejantes a A. ungeri en su arquitectura foliar, siendo A. cupressoides la más parecida, pues presenta células epidérmicas papilosas en el extremo basal de su epidermis abx., aparatos estomáticos del tipo ciclocítico a actinocítico, con 4 a 7 células subsidiarias que forman un reborde de paredes bajas alrededor del estoma. Los estomas se encuentran en ambas caras, concentrándose en la zona media de la cara abx. y en los bordes del extremo apical de la cara adx. Asimismo, se diferencia por tener un mayor índice estomático y una hipodermis formada por un único estrato celular. Las comparaciones con A. selaginoides y A. laxifolia no pudieron realizarse por carecer del material correspondiente, (Cuadro Nº 16).

| Especies | Tipo ap. estomáticos | Nº. cél. subsidiar. | Índice estomático | Hipodermis |
|------------------------|------------------------|---------------------|-------------------|-----------------|
| <u>A. ungeri</u> | ciclocítico | 4 a 5 | 8.8 | varios estratos |
| <u>A. cupressoides</u> | ciclocítico a actinoc. | 4 a 7 | mayor | un estrato |

MATERIALES ACTUALES

Familia: Taxodiaceae

Género: Sequoia Endl. 1847

Parodi (1987) describió a los representantes de este género como árboles de follaje persistente. Hojas dimórficas, las de los macroblastos, reducidas y adpresas al tallo, y las de los braquiblastos dispuestas en dos planos divergentes. Conos masculinos solitarios, de unos 7 mm de largo, terminales o laterales, compuestos por numerosos microsporofilos triangulares con 3 microsporangios cada uno. Granos de polen subesféricos y con un poro distal. Conos femeninos ovoides, formados por muchas escamas ovulíferas valvadas, conteniendo 3 - 7 óvulos cada una. Conos maduros leñosos, de 1.5 - 2.5 cm de largo, rugosos, de maduración anual.

Es una planta ornamental y forestal originaria de Estados Unidos; se la encuentra desde Oregón hasta California. El género está representado por una única especie, que es muy cultivada en nuestro país, aunque nunca alcanza los 100 m de altura como en su lugar de origen.

Especie Tipo: Sequoia sempervirens (D. Don) Endl. (Taxodium sempervirens D. Don en Lambert) 1847.

Sequoia sempervirens (D. Don) Endl.

DESCRIPCION: Arbol de copa piramidal, con las ramas extendidas horizontalmente, algo caídas. Las hojas son pequeñas, simétricas, lineares, de 1 - 2 cm de largo, aplanadas y verde oscuras (Lám. 47, fig. a). Poseen ápice agudo, base decurrente, márgenes enteros y textura coriácea. La venación es hifódroma (Lám. 47, fig. b). Las hojas se hallan dispuestas en dos planos divergentes

y están recorridas inferiormente por dos bandas estomáticas.

Observadas con MO y MEB las hojas presentan su superficie cubierta por ceras epicuticulares de aspecto granular o verrucoso; frecuentemente, estas ceras se acumulan sobre los estomas, obturando parcialmente los ostíolos y confiriendo un color blanquecino (Lám. 49, figs. i y j).

Ambas epidermis, adx. y abx., están formadas por células rectangulares de 42 - 48 μm de largo y 14 - 22 μm de ancho, dispuestas en hileras regulares. La superficie celular es microgranulada (Lám. 48, fig. f).

Los estomas se hallan en la epidermis abx. dispuestos irregularmente y presentan una orientación perpendicular a oblicua respecto de la vena media (Lám. 48, figs. e y f). Aparato estomático de 48 μm de diámetro, perteneciente al tipo ciclocítico con 4 a 5 células subsidiarias (Lám. 48, figs. g y h). Las células oclusivas son reniformes, hundidas y presentan un repliegue cuticular alrededor del ostíolo; este repliegue se prolonga por afuera de las células oclusivas originando una proyección bífida en los extremos polares de las mismas (Lám. 47, fig. d). Índice estomático: 10.3.

El CT de una hoja presenta la epidermis muy cutinizada, formada por células pequeñas e isodiamétricas. Los estomas se hallan sólo en la cara abx. Por debajo de la epidermis se observa una hipodermis delgada, formada por una sola capa de fibras. Esta capa se encuentra en el centro de la cara adx. y en los márgenes de la hoja, siendo escasa en la cara abx., faltando en las alas (Lám. 47, fig. c).

El mesófilo está formado por un clorénquima en empalizada, con células alargadas y gran contenido de cloroplastos y sustancias tánicas en su interior; y un clorénquima esponjoso, de células grandes y globosas, entre las cuales se diferencian tres canales resiníferos, dos laterales y uno central, este último ubicado por debajo del haz vascular; también en este parénquima se hallan pequeños grupos de fibras (Lám. 47, fig. c).

El haz vascular es central y colateral. Los elementos del

xilema y el conspicuo floema se disponen en filas radiales con algunas células parenquimáticas. Rodeando al haz vascular se encuentra el tejido de transfusión, formado por células parenquimáticas con paredes no lignificadas y traqueidas isodiamétricas lignificadas. Las células del mesófilo contienen sustancias tánicas y resinosas (Lám. 47, fig. c).

Observada con MET, la pared externa de la epidermis presenta una membrana cuticular formada por una cutícula delgada y continua, de 0.5 μm de espesor, que se prolonga hacia abajo con dos capas; la superior, de 2.0 μm de espesor, de aspecto laminar, formada por laminillas superpuestas y paralelas a la superficie; y la inferior de 1.0 μm de espesor, de aspecto reticulado, que se caracteriza por la presencia de finas ramificaciones o cordones cuticulares, perpendiculares a la superficie. Finalmente, se encuentra una pared celular delgada y laminar, de 1.0 μm de espesor (Lám. 49, fig. l).

Entre la membrana cuticular y la pared celular se observa la presencia de abundantes cristales de oxalato de calcio, con contornos definidos, cuadrangulares a rectangulares, que pueden presentarse en pequeños grupos o aisladamente, pero siempre a nivel de esta interfase (Lám. 49, fig. l).

En las paredes anticlinales, en el ángulo de unión de dos células vecinas, se observa la presencia de finos cordones cuticulares penetrando en la laminilla media (Lám. 49, fig. k).

En los aparatos estomáticos, las células subsidiarias y oclusivas presentan su superficie cubierta por una gruesa cutícula (Lám. 49, figs. i y j). Además, la pared celular de las oclusivas se encuentra muy lignificada y el grosor de las periclinales externas es mayor que el de las internas (Lám. 49, fig. j). Las células subsidiarias poseen las mismas características que el resto de las células epidérmicas (Lám. 49, fig. i).

Género: Taxodium Richard 1810

Parodi (1987) describe a los representantes de este género como árboles de hojas caedizas o semi persistentes, cayendo adheridas a las ramitas, homomórficas o dimórficas, dispuestas en 2 planos divergentes o siguiendo la dirección de las ramas. Flores masculinas ovoides, dispuestas en amplias panojas terminales, colgantes, con microsporofilos triangulares, espiralados, con 4 microsporangios basales cada uno. Granos de polen subesféricos y con un poro distal. Conos femeninos globosos, solitarios y laterales. Conos maduros leñosos, con escamas ovulíferas espiraladas, valvadas, provistas de un pequeño mucrón caedizo. Existen tres especies originarias del Hemisferio Norte.

Especie Tipo: Taxodium distichum (L.) L.C. Richard (Cupressus disticha Linnaeus) 1810.

Taxodium mucronatum Ten.

DESCRIPCION: Arbol de porte piramidal con ramas extendidas horizontalmente. Las hojas son pequeñas, simétricas, lineares, de 1 - 2 cm de largo. Poseen ápice mucronado, base decurrente, márgenes enteros y textura coriácea. La venación es hifódroma (Lám. 50, fig. c). Las hojas se hallan dispuestas en 2 planos divergentes y son persistentes o tardíamente caedizas (Lám. 50, figs. a y b).

Observadas con MO y MEB las hojas presentan su superficie cubierta por una capa de ceras epicuticulares con aspecto de finas y cortas hebras (Lám. 51, fig. i), que obturan los ostíolos por formación de tapones de aspecto esponjoso (Lám. 51, fig. g).

Ambas epidermis, adx. y abx., están formadas por células rectangulares de 34 - 70 μm de largo y 11 - 20 μm de ancho, dispuestas en hileras regulares. La superficie celular es

microgranulada.

Los estomas se hallan en ambas caras, dispuestos en hileras longitudinales y paralelas a la vena media, con una orientación perpendicular a las mismas (Lám. 51, fig. f). El aparato estomático mide 56 μm de diámetro y pertenece al tipo ciclocítico, con 4 a 5 células subsidiarias. Las células oclusivas son reniformes, hundidas y presentan un repliegue cuticular alrededor del ostíolo; este repliegue se prolonga por fuera de las células oclusivas, originando una proyección bifida en los extremos polares de las mismas (Lám. 50, fig. d). Índice estomático: 15.1.

El CT de una hoja presenta la epidermis cutinizada, formada por células alargadas radialmente, globosas y estomas poco hundidos. En los márgenes de la hoja encontramos una capa de fibras por debajo de la epidermis (Lám. 50, fig. e).

El mesófilo está compuesto por un clorénquima en empalizada con células alargadas a isodiamétricas de protoplasto denso; y un escaso clorénquima esponjoso, de células grandes y globosas. Posee un único canal resinífero, ubicado por debajo del haz vascular (Lám. 50, fig. e).

El haz vascular es colateral y de posición central. Los elementos del xilema y las células cribosas se disponen en filas radiales intercaladas con filas de células parenquimáticas. Rodeando al haz vascular se encuentra el tejido de transfusión formado por células parenquimáticas con paredes no lignificadas y traqueidas isodiamétricas con paredes gruesas. Las células del mesófilo contienen sustancias tánicas y resinosas (Lám. 50, fig. e).

Observada con MET, la pared externa de la epidermis presenta una membrana cuticular formada por una delgada cutícula de 0.5 μm de espesor, que se continúa hacia abajo con dos capas de 1.5 μm de espesor cada una; la superior, de aspecto laminar, formada por laminillas dispuestas paralelas a la superficie; y la inferior, de aspecto reticulado, se caracteriza por la presencia de finas ramificaciones o cordones cuticulares, perpendiculares a la

superficie. Finalmente, se encuentra una delgada pared celular, de aspecto laminar y 1 μ m de espesor (Lám. 51, fig. h y j).

Entre la membrana cuticular y la pared celular se observa la presencia de escasos cristales de oxalato de calcio con contorno definido, cuadrangulares a rectangulares, que pueden presentarse en grupos o aisladamente, pero siempre a nivel de esta interfase (Lám. 51, fig. i).

En las paredes anticlinales, en el ángulo de unión de dos células vecinas, se observa la presencia de finos cordones cuticulares que penetran en la laminilla media.

En los aparatos estomáticos, las células presentan toda su superficie cubierta por una gruesa cutícula. Además, la pared celular de las oclusivas se encuentra lignificada y el grosor de las periclinales externas es mayor que el de las internas. Las células subsidiarias poseen las mismas características que el resto de las células epidérmicas.

Los siguientes cuadros comparativos presentan un resumen de los caracteres epidérmicos de las especies fósiles y actuales (Cuadros N^o 17 y 18).

CUADROS COMPARATIVOS

| Caracteres | <u>Tomaxellia</u> <u>biforme</u> F. | <u>Sequoia</u> <u>sempervirens</u> A | <u>Taxodium</u> <u>mucronatum</u> A. |
|----------------|--|---|---|
| Forma de vida | arbórea ? | arbórea | arbórea |
| Hojas: tipo | simples dimórficas | simples dimórficas | simples homomórficas |
| tamaño | pequeñas | pequeñas y medianas | pequeñas |
| forma | simétricas ovado-angostas | simétricas lineares | simétricas lineares |
| ápice | agudo/ redondeado | agudo | mucronado |
| base | decurrente/ sagitada | decurrente | decurrente |
| márgenes | enteros | enteros | enteros |
| textura | coriácea | coriácea | coriácea |
| venación | hifódroma | hifódroma | hifódroma |
| Ceras epicut. | escasas | abundantes | abundantes |
| Epi.: células | rectangulares/ isodiamétricas | rectangulares | rectangulares |
| paredes | rectas | rectas | rectas |
| Pared ext.epi. | cutícula delgada | cutícula delgada | cutícula delgada |
| | c.sup.compacta c.inf.reticul. | c.sup.laminar c.inf.reticul. | c.sup.laminar c.inf.reticul. |

| | | | |
|------------------|------------------------------|--------------------------|--------------------------|
| | pared celular delgada | pared celular delgada | pared celular delgada |
| Ornament. epi. | adx.: lisa abx.: papilosa | lisa | lisa |
| Ap. estom.: tipo | ciclocítico | ciclocítico | ciclocítico |
| Cél. oclusivas | hundidas | hundidas | hundidas |
| Cél. subsidiar. | 4 a 5 (forman anillo) | 4 a 5 (forman anillo) | 4 a 5 (forman anillo) |
| Ubic. estomas | ambas epidermis | epidermis abx. | ambas epidermis |
| Índice estom. | 6.8 | 10.3 | 15.1 |
| Hipodermis | - | delgada | - |

| Caracteres | <u>Athrotaxis</u> <u>ungeri</u> F. | <u>Sequoia</u> <u>sempervirens</u> A | <u>Taxodium</u> <u>mucronatum</u> A. |
|---------------|---------------------------------------|---|---|
| Forma de vida | arbórea ? | arbórea | arbórea |
| Hojas: tipo | simples homomórficas | simples dimórficas | simples homomórficas |
| tamaño | pequeñas | pequeñas y medianas | pequeñas |
| forma | simétricas oblatas | simétricas lineares | simétricas lineares |
| ápice | acuminado | agudo | mucronado |
| base | redondeada | decurrente | decurrente |
| márgenes | parcialmente serrados | enteros | enteros |

| | | | |
|----------------|----------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|
| textura | coriácea | coriácea | coriácea |
| venación | hifódroma | hifódroma | hifódroma |
| Ceras epicut. | escasas | abundantes | abundantes |
| Epi.: células | rectangulares/ isodiamétricas | rectangulares | rectangulares |
| paredes | rectas | rectas | rectas |
| Pared ext.epi. | cutícula algo engrosada | cutícula delgada | cutícula delgada |
| | c.sup.laminar c.inf.reticul. | c.sup.laminar c.inf.reticul. | c.sup.laminar c.inf.reticul. |
| | pared celular delgada | pared celular delgada | pared celular delgada |
| Ornament. epi. | adx.: lisa abx.: papilosa | lisa | lisa |
| Ap.estom.:tipo | ciclocítico | ciclocítico | ciclocítico |
| Cél. oclusivas | hundidas | hundidas | hundidas |
| Cél.subsidiar. | 4 a 5 (forman anillo) | 4 a 5 (forman anillo) | 4 a 5 (forman anillo) |
| Ubic. estomas | ambas epidermis | epidermis abx. | ambas epidermis |
| Indice estom. | 8.8 | 10.3 | 15.1 |
| Hipodermis | gruesa | delgada | - |

CONSIDERACIONES FINALES

En la Formación Baqueró, el orden Coniferales posee una gran diversidad y entre sus géneros más representativos encontramos

Brachyphyllum Brongniart (Archang., 1963), Araucarites Presl (Archang., 1966), Morenoa Del Fueyo et al. (1990), Nothoprehuen Del Fueyo (1991), Podocarpus L'Heritier (Archang., 1966), Squamastrobis Archang. y Del Fueyo (1989), Tarphyderma Archang. y Taylor (1991), Trisacocladius Archang. (1966), Apterocladus Archang. (1966), Tomaxellia Archang. (1963) y Athrotaxis D. Don (Archang., 1963).

El género Tomaxellia, representado por dos especies: T. biforme y T. degiustoi (Archangelsky, 1963), pertenece a una familia extinguida, las Cheirolepidiaceae, definida por Takhtajan en 1956. Esta familia reúne a un conjunto de plantas con características propias y diferentes al resto de las coníferas, como son sus granos de polen del tipo Classopollis y la protección del óvulo por la curvación de las escamas.

El género Athrotaxis pertenece a la familia Taxodiaceae y está representado en nuestro país, por una única especie fósil: A. ungeri (Halle) Archang. (1963).

Los géneros Tomaxellia y Athrotaxis fueron comparados con representantes de Taxodiáceas actuales como Sequoia y Taxodium, encontrándose grandes similitudes entre ellos (Cuadros Nº 17 y 18). Los cuatro géneros poseen un hábito de vida arbóreo, con hojas pequeñas de textura coriácea y venación hifódroma. Las hojas presentan ceras epicuticulares, células epidérmicas de paredes rectas y engrosadas, aparatos estomáticos del tipo ciclocítico y células oclusivas protegidas por un reborde de paredes bajas. Ultraestructuralmente, tanto las especies fósiles como las actuales presentan la pared externa de la epidermis, formada por una membrana cuticular compuesta por una cutícula, una capa superior laminar o compacta y una capa inferior reticulada, terminando en una delgada pared celular.

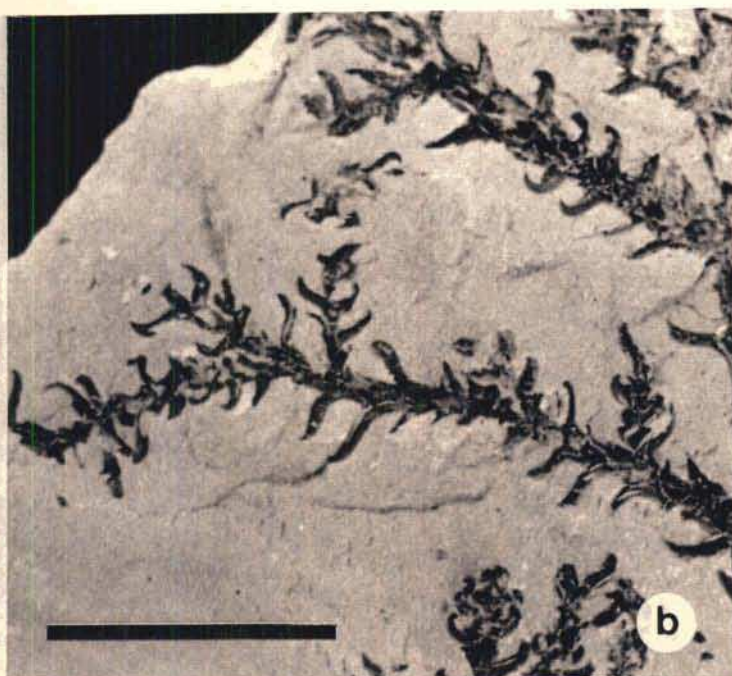


Lámina Nº 40: a - d: Tomaxellia biforme Archang.: a, hojas y ramas de un ejemplar, aspecto general; b, hojas, detalle; c, otro ejemplar, detalle; d, epidermis abx. con estomas (flechas) y presencia de ceras epicuticulares (asteriscos), detalle. Reglillas: a, b y c = 0.5 cm; d = 50 μ m.

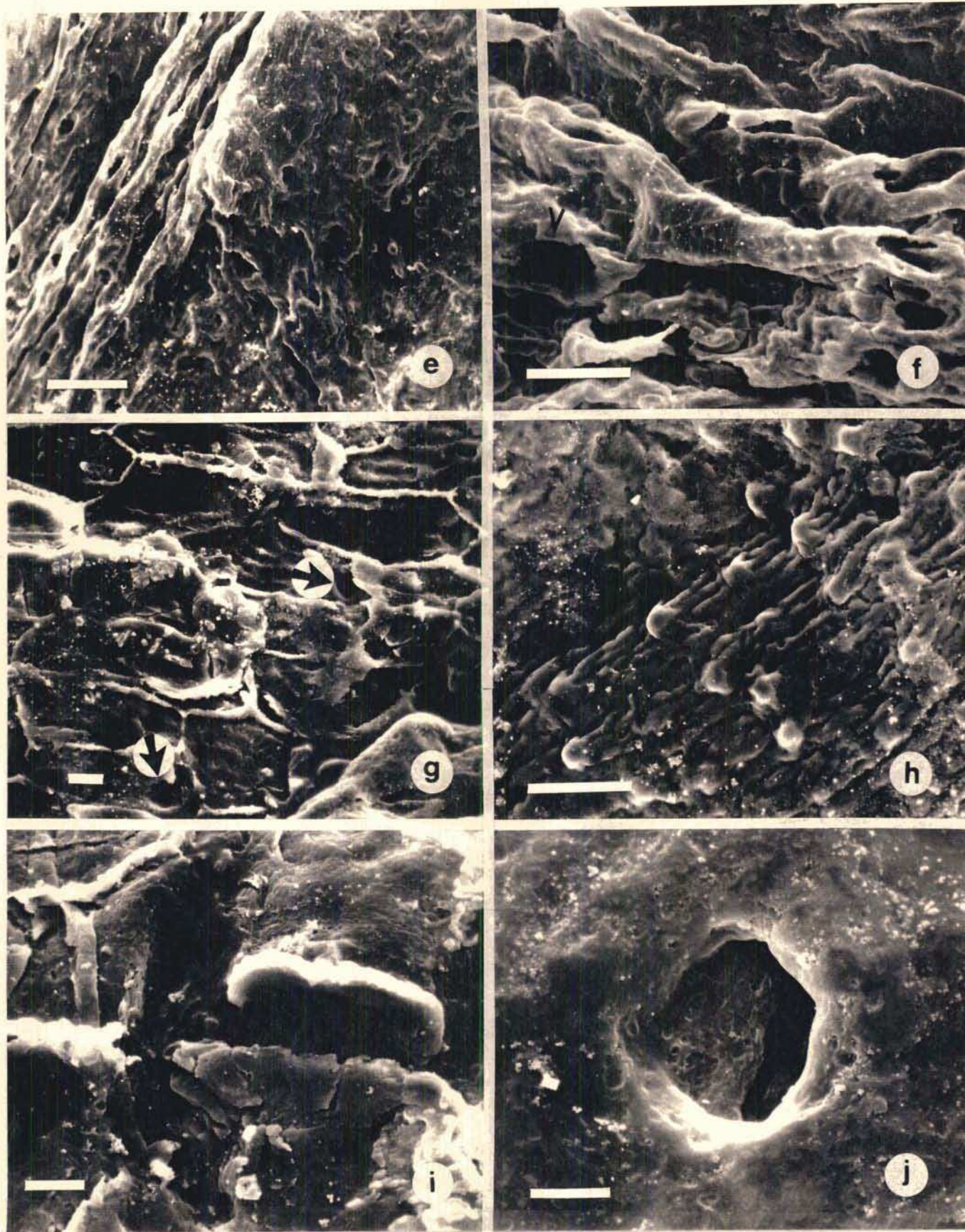


Lámina Nº 41: e - j: *Tomaxellia biforme* Archang. con MEB:
 e, epidermis abx. con estomas, aspecto general; f, estomas (flechas), detalle; g, epidermis abx. con bases papilares (flechas), aspecto interno; h, papilas basales de la epidermis abx., detalle; i, células oclusivas de un estoma, detalle; j, estoma, detalle externo. Reglillas: e = 100 μ m; f y h = 50 μ m; g, i y j = 10 μ m.

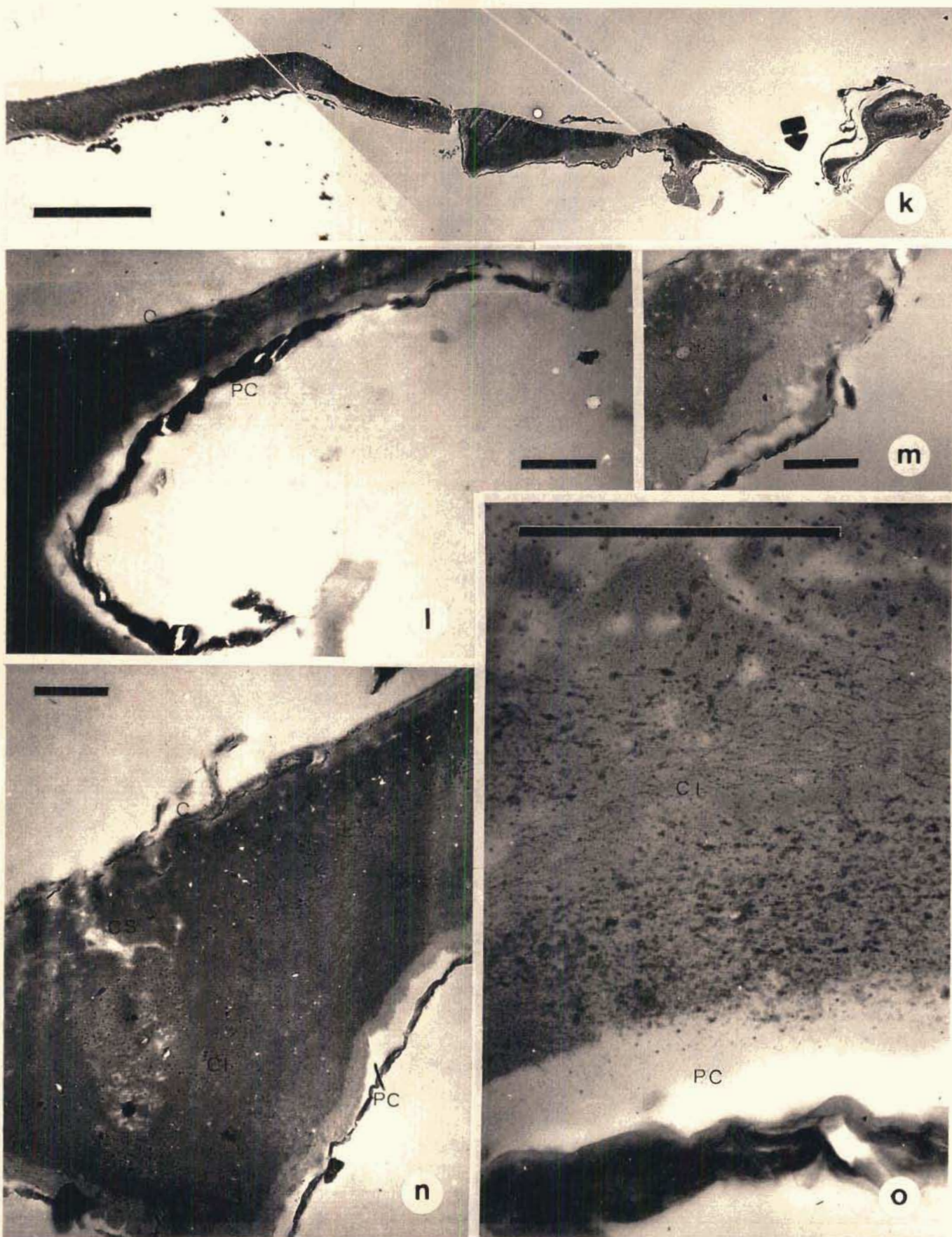


Lámina Nº 42: k - o: *Tomaxellia biforme* Archang. con MET: k, CT de la epidermis abx. con un estoma (flecha); l, pared de un estoma, detalle; m, pared periclinal externa, detalle; n, pared anticlinal, detalle; o, interfase membrana cuticular - pared celular, detalle; C: cutícula; CS: capa superior; CI: capa inferior; PC: pared celular. Reglillas: k = 10 μ m; l, m, n y o = 1 μ m.

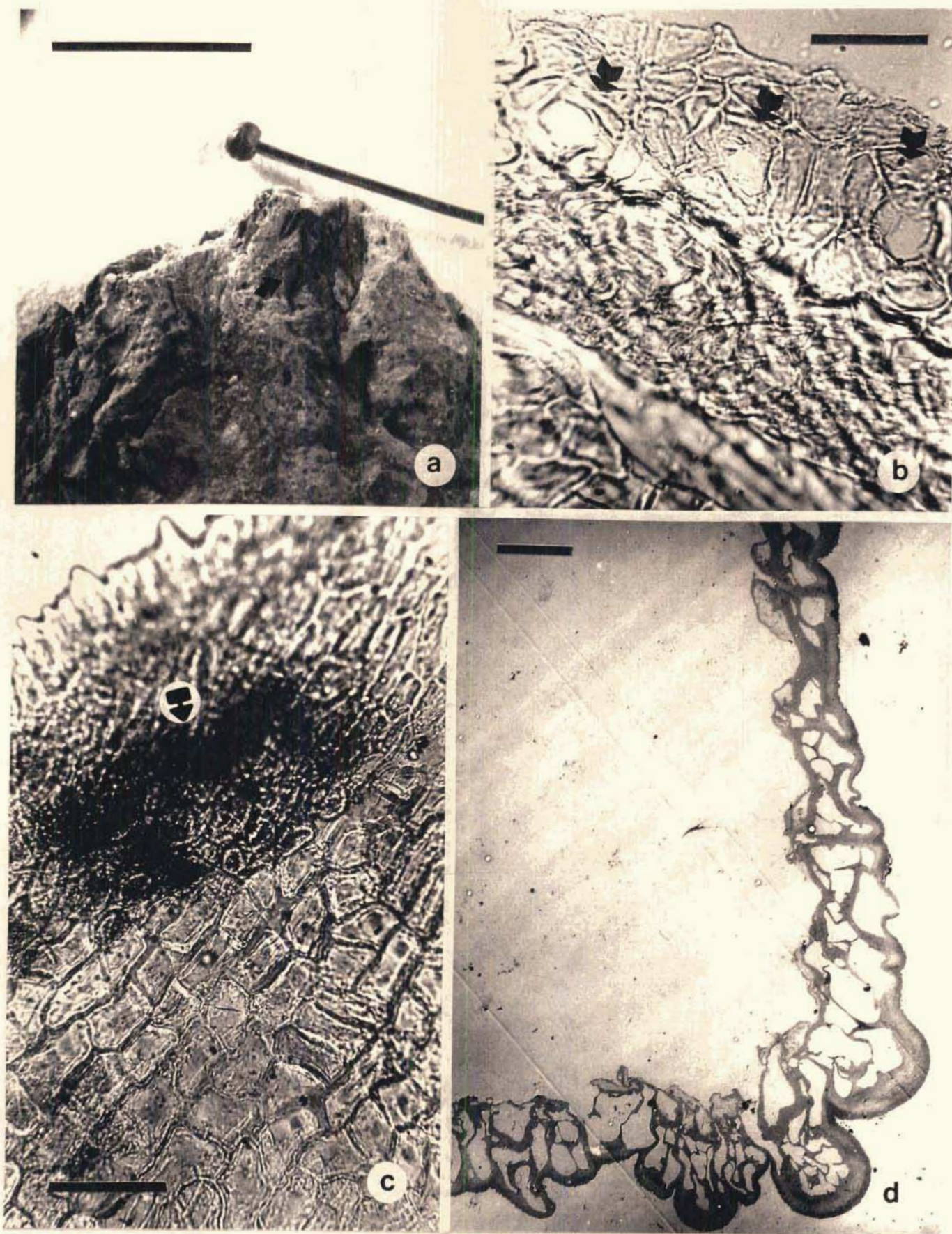


Lámina Nº 43: a - d: *Athrotaxis ungeri* (Halle) Archang.: a, hojas de un ejemplar (flecha), aspecto general; b, epidermis abx. con estomas (flechas), detalle; c, presencia de ceras epicuticulares (flecha); d, CT de la epidermis. Reglillas: a = 0.5 cm; b y c = 50 μ m; d = 10 μ m.

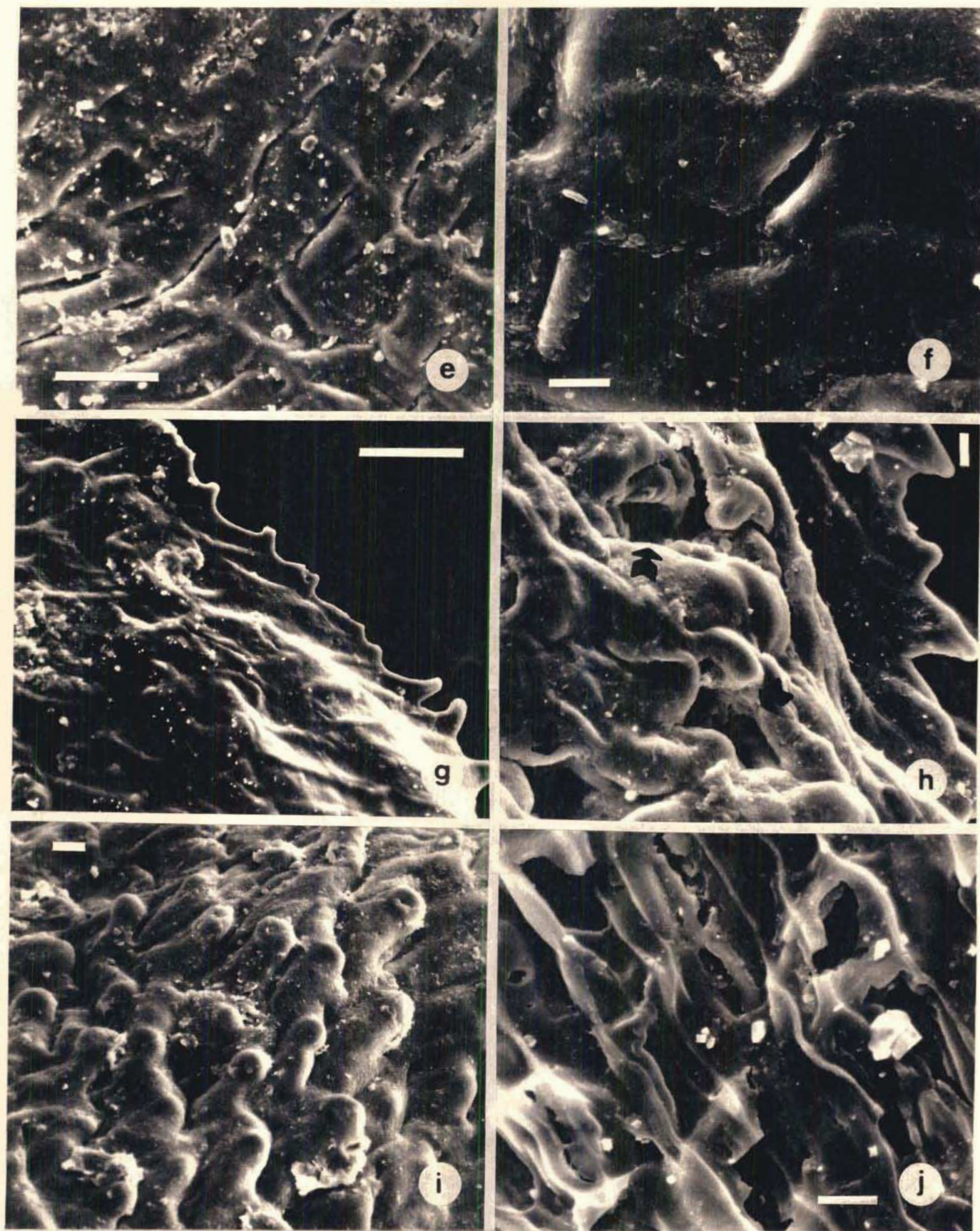


Lámina Nº 44: e - j: *Athrotaxis ungeri* (Halle) Archang. con MEB: e, epidermis adx., aspecto externo; f, detalle de la anterior; g, margen serrado, detalle; h, estomas (flechas), detalle; i, papilas basales de la epidermis abx., detalle; j, hipodermis, aspecto interno. Reglillas: e y g = 50 µm; f, h, i y j = 10 µm.

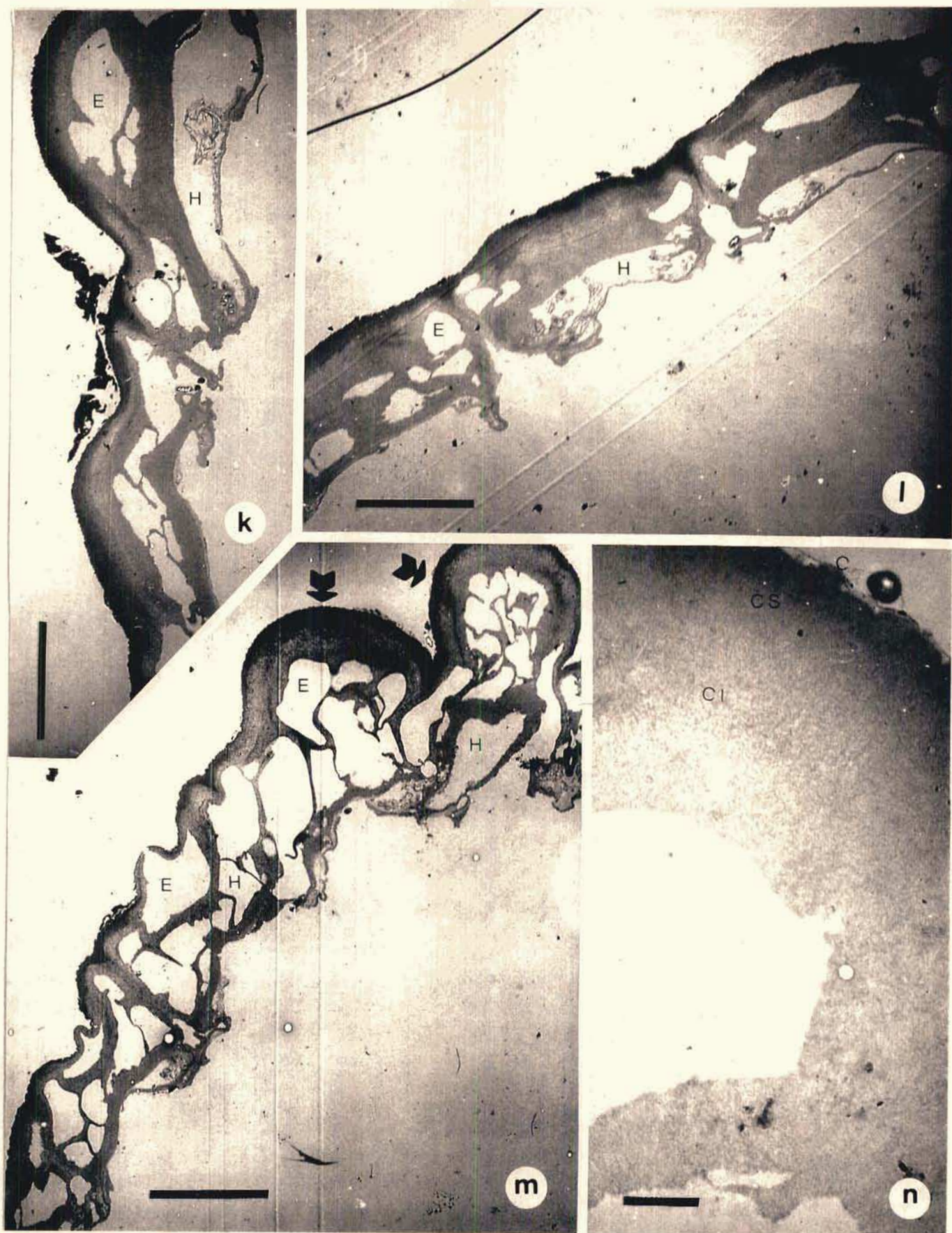


Lámina Nº 45: k - n: *Athrotaxis ungeri* (Halle) Archang. con MET: k, l y m, CT de la epidermis abx.; k, área media o central; l, área cercana al margen; m, área papilar (flechas); E: epidermis; H: hipodermis; n, pared externa de la epidermis, detalle; C: cutícula; CS: capa superior; CI: capa inferior. Reglillas: k, l y m = 10 μ m; n = 1 μ m.

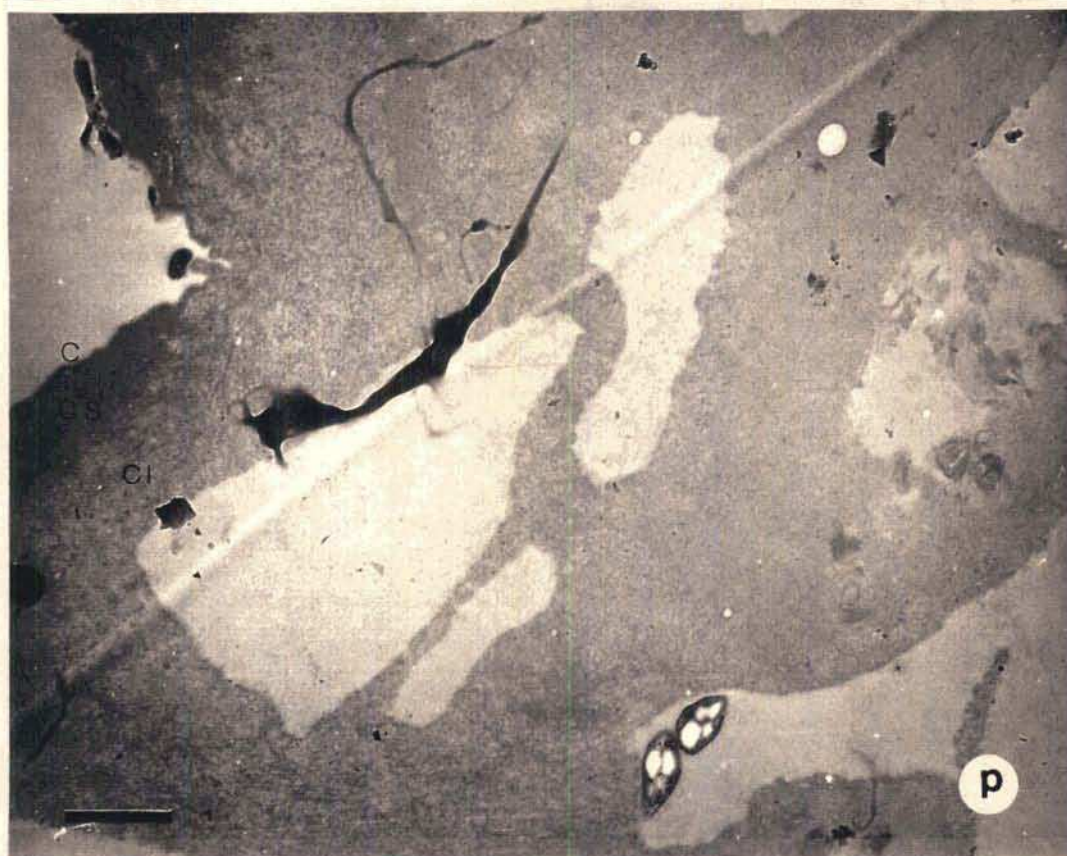
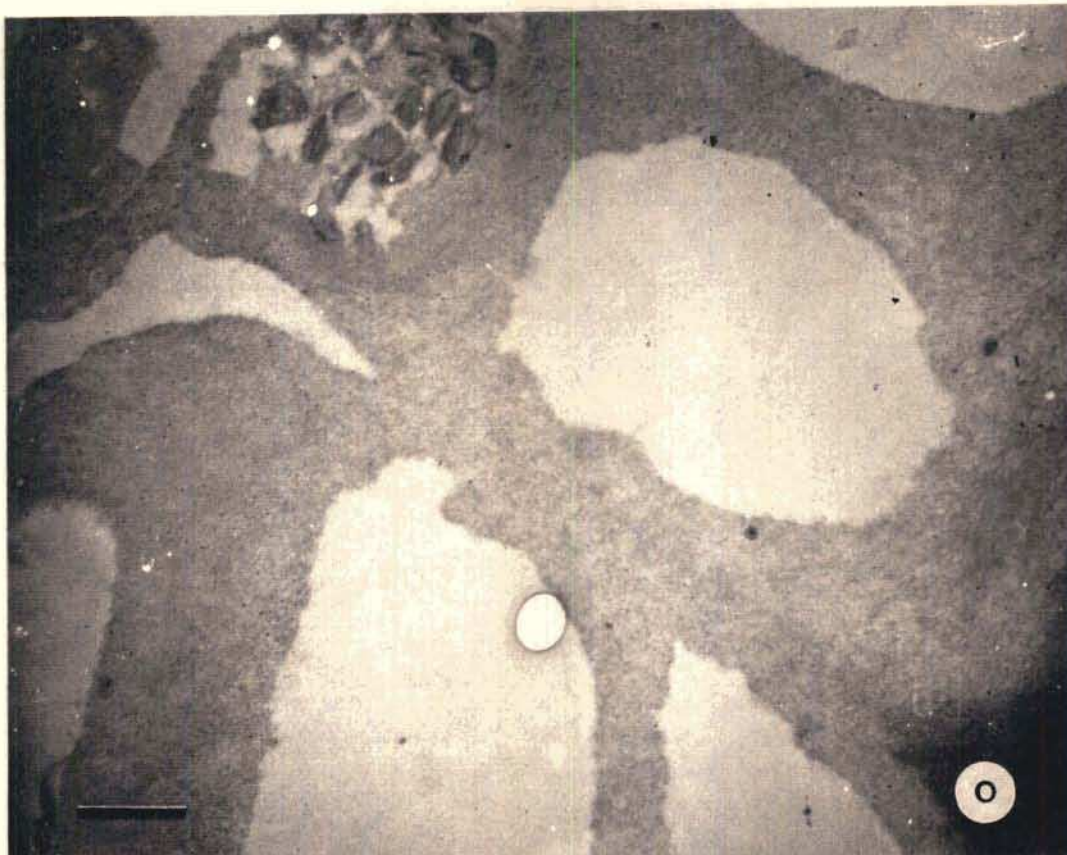


Lámina Nº 46: o - p: Athrotaxis ungeri (Halle) Archang. con MET:
o, hipodermis, detalle; p, epidermis, detalle; C: cutícula; CS:
capa superior; CI: capa inferior. Reglillas: o y p = 1 μ m.



Lámina Nº 47: a - d: *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl.: a, ramas y hojas, aspecto general; b, hojas, detalle; c, CT de una hoja; ES: epidermis adx.; M: mesófilo; HV: haz vascular; CR: canal resinífero; EI: epidermis abx.; d, estomas, detalle. Reglillas: a y b = 0.5 cm; c y d = 100 μ m.

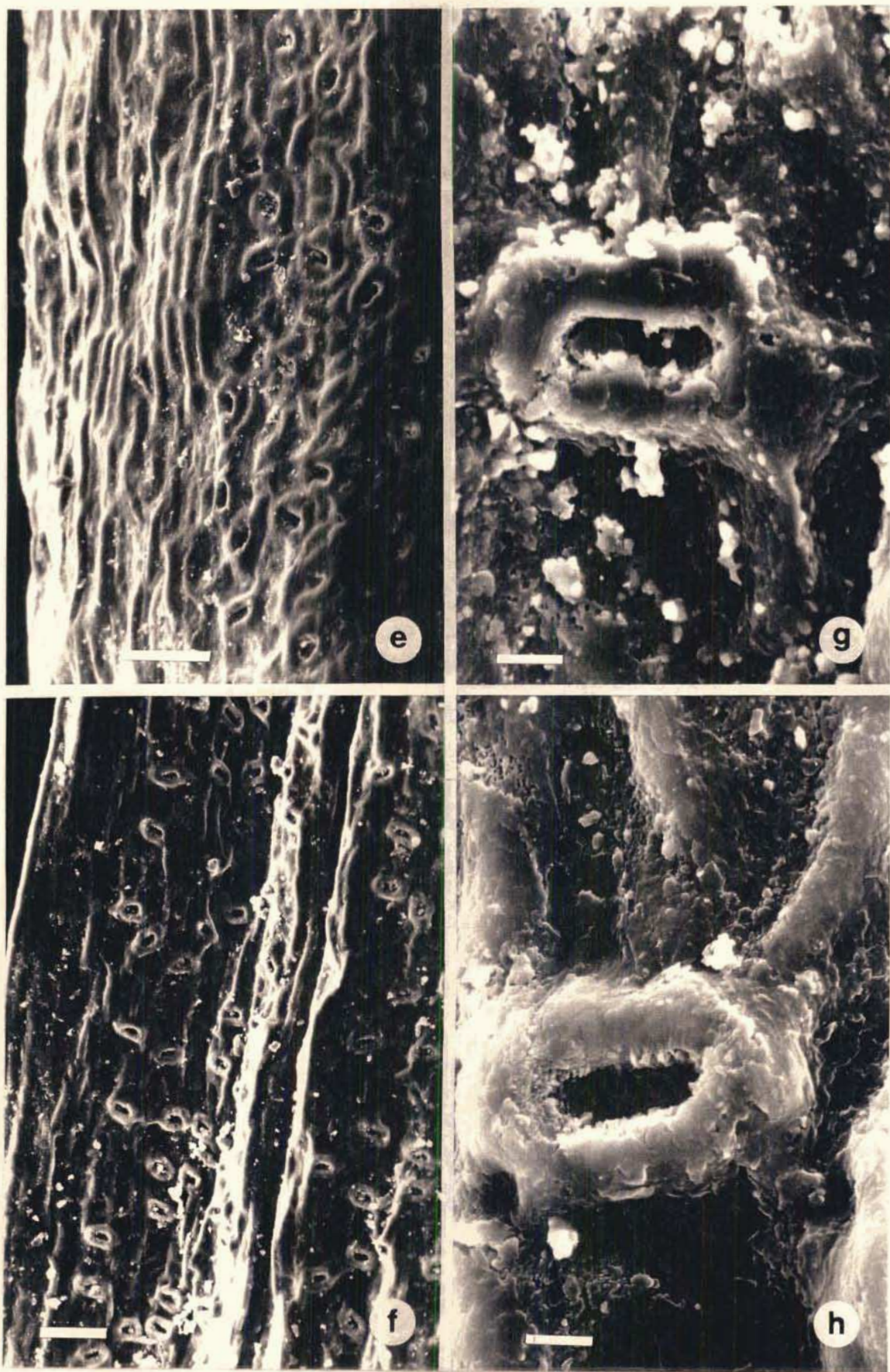


Lámina Nº 48: e - h: *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl. con MEB:
e y f, epidermis abx., aspecto general; g y h, estomas, detalle.
Reglillas: e y f = 100 μ m; g y h = 10 μ m.

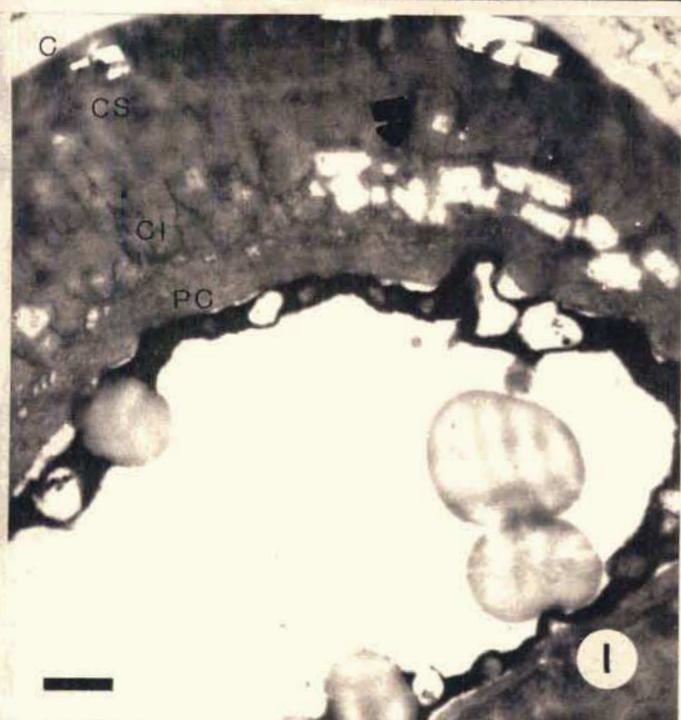
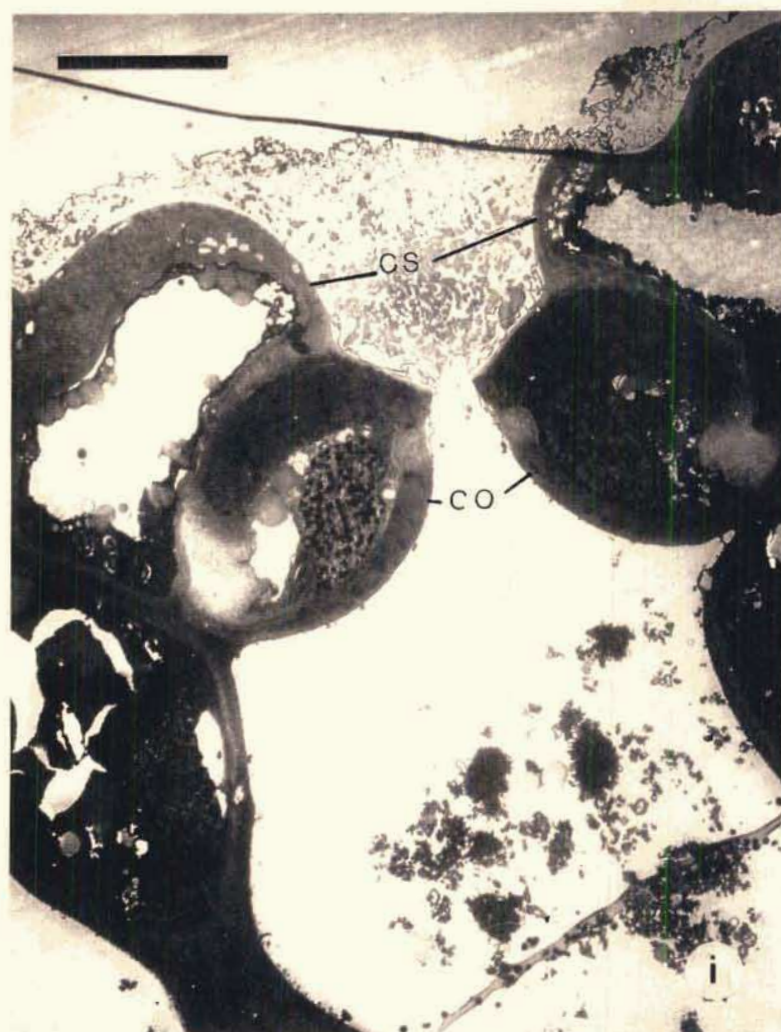


Lámina NO 49: i - l: *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl. con MET: i, CT de un estoma; CS: células subsidiarias; CO: células oclusivas; j, engrosamiento de la pared periclinal externa de una célula oclusiva (flecha), detalle; CE: ceras epicuticulares; k, pared anticlinal externa (flecha), detalle; l, presencia de cristales de oxalato de calcio (flecha); C: cutícula; CS: capa superior; CI: capa inferior; PC: pared celular. Reglillas: i = 10 μ m; j, k y l = 1 μ m.

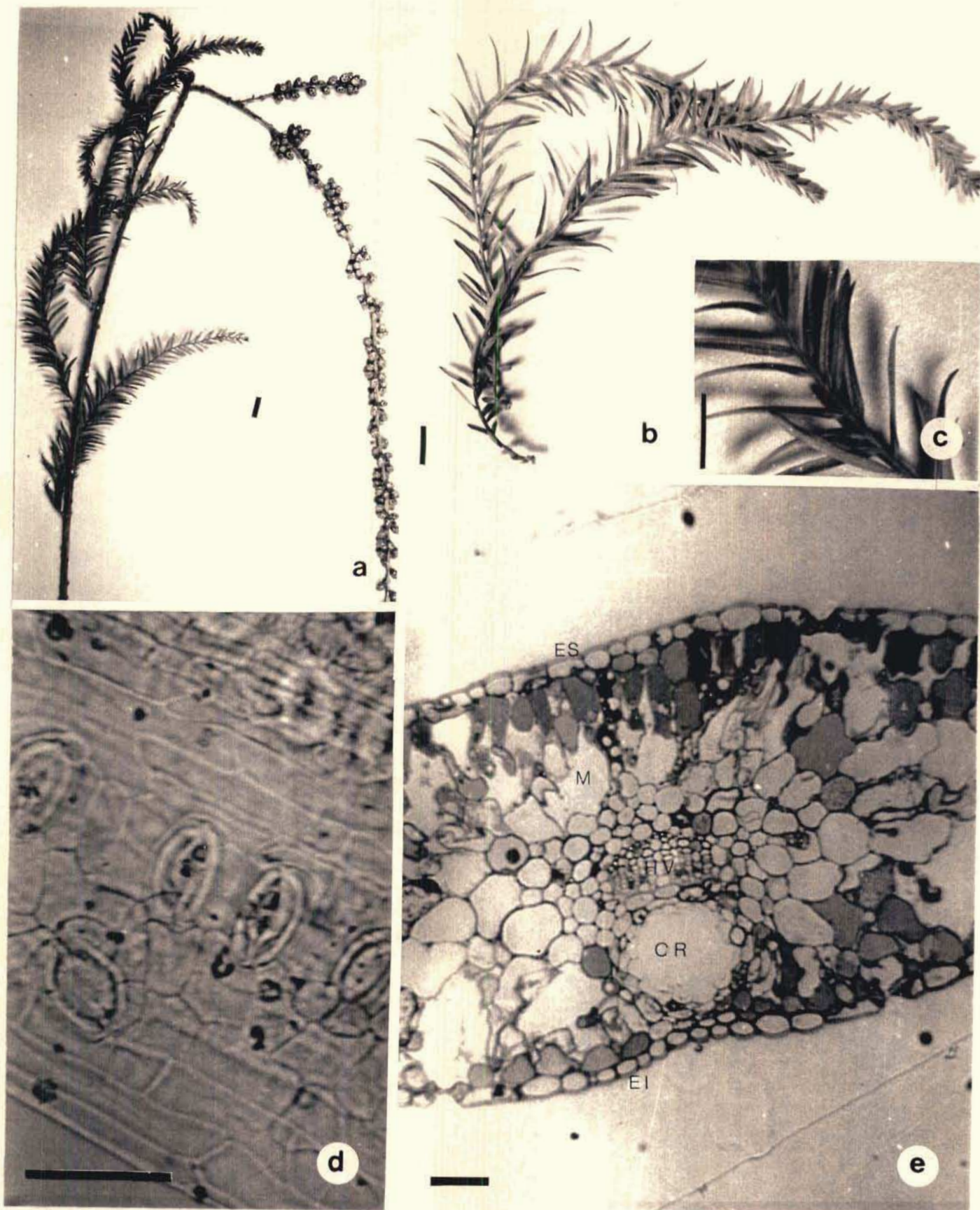


Lámina Nº 50: a - e: *Taxodium mucronatum* Ten.: a, rama con inflorescencia, aspecto general; b, ramas y hojas, aspecto general; c, hojas, detalle; d, epidermis abx., detalle; e, CT de una hoja; ES: epidermis adx.; M: mesófilo; HV: haz vascular; CR: canal resinífero; EI: epidermis abx. Reglillas: a, b y c = 0.5 cm; d y e = 100 μ m.

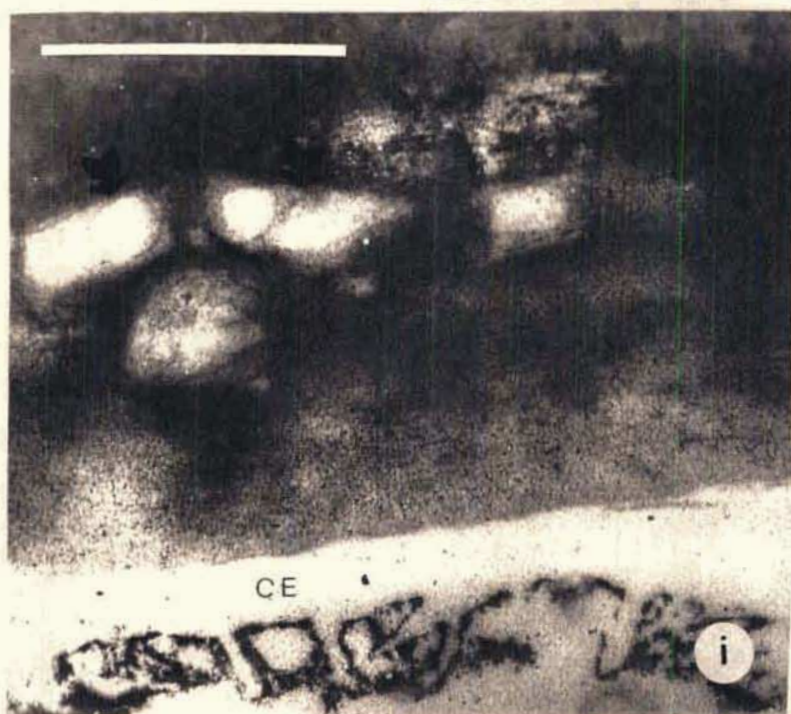
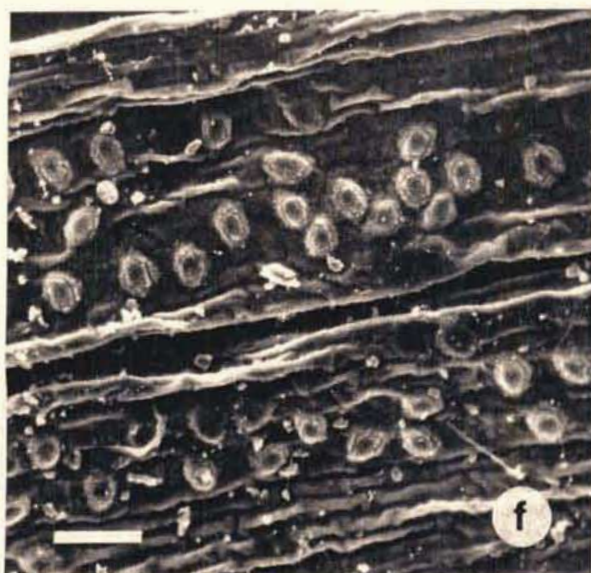
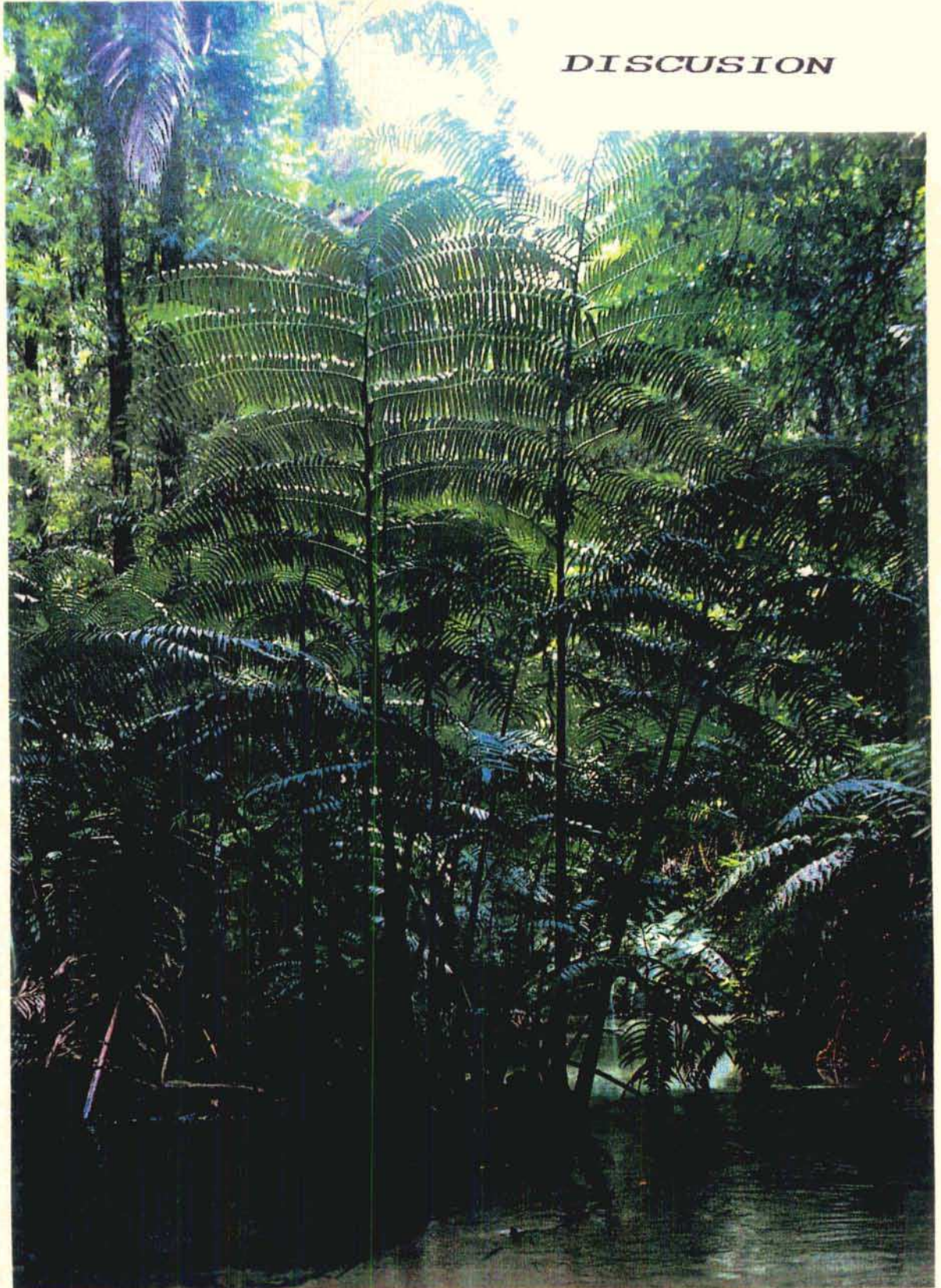


Lámina NO 51: f - j: *Taxodium mucronatum* Ten.: f, epidermis abx., aspecto general; g, estomas con tapones de ceras epicuticulares, detalle; f y g: Observadas con MEB. h, CT de la pared externa de la epidermis; i, presencia de cristales de oxalato de calcio (flechas); CE: ceras epicuticulares; j, pared externa de la epidermis, detalle; C: cutícula; CS: capa superior; CI: capa inferior; h, i y j: Observadas con MET. Reglillas: f = 100 μ m; g y h = 10 μ m; i y j = 1 μ m.

CAPITULO 11

DISCUSION



CAPITULO 11

Discusión

ASPECTOS MORFOLOGICOS Y ANATOMICOS

El análisis morfológico y anatómico realizado en las cutículas fósiles pertenecientes a los órdenes Pteridospermales, Caytoniales y Bennettitales, y el estudio comparado desarrollado entre las cutículas fósiles y las hojas de especies actuales pertenecientes a los órdenes Filicales, Cycadales, Ginkgoales y Coniferales, permitieron efectuar importantes observaciones.

Aparte de las Angiospermas, los helechos constituyen el grupo más grande y diversificado de plantas vasculares que existe en la actualidad. Durante el Jurásico y el Cretácico Temprano aparecieron nuevas familias de Pteridófitas que se desarrollaron rápidamente, dando origen a los Ordenes modernos, siendo en algunos casos, los helechos fósiles muy semejantes a los actuales (Tidwell y Ash, 1994).

Dentro del orden Filicales, "Cladophlebis" cyathifolia es un helecho posiblemente arborescente perteneciente a la familia Cyatheaceae. Dentro de esta familia, Cyathea fuliginosa es una especie exótica que habita en Manila, Filipinas, sin embargo se la utilizó como especie de comparación con "Cladophlebis" cyathifolia por su gran semejanza morfológica, no sólo en las frondes sino también en sus esporas. Comparando "Cladophlebis" cyathifolia con Cyathea fuliginosa (Cuadro Nº 2 y Fig. 1) se observa que la morfología de sus pinnas, su arquitectura foliar y el tamaño, ornamentación y tipo de esporas es semejante. En "Cladophlebis" cyathifolia se carece de información anatómica a nivel epidérmico y sus esporangios, si bien fueron encontrados aislados y diseminados sobre toda la superficie foliar, ésto no implicaría que esa haya sido su ubicación original, pues el proceso de depositación y compresión al que fueron sometidas sus

frondes, pudo haber provocado la rotura de los soros y la posterior dispersión de los esporangios, con lo cual, podemos suponer que los mismos podrían haber estado inicialmente reunidos en soros.

Dentro del mismo Orden, "Cladophlebis" tripinnata sería un representante de la familia Dennstaedtiaceae, que en la actualidad está escasamente representada en nuestro país. Microlepia strigosa es originaria de Japón y se la eligió como especie comparable con "Cladophlebis" tripinnata por la semejanza morfológica de sus pinnas y esporas (Cuadro Nº 3 y Fig. 1), si bien cabe señalar que existen algunas pequeñas diferencias en su arquitectura foliar. En Microlepia strigosa la pinnula es asimétrica, su ápice agudo y sus márgenes serrados, en cambio "Cladophlebis" tripinnata presenta la pinnula casi simétrica y su ápice redondeado. Las esporas actuales y fósiles poseen el mismo tamaño y la ornamentación de sus exinas es semejante, pero la másula fósil posee esporas triletes y monoletes, con neto predominio de la forma trilete, siendo el género actual típicamente trilete. Esporas triletes y monoletes se conocen en ocho familias de helechos, incluyendo las Marattiaceae, Gleicheniaceae, Schizaeaceae, Vittariaceae y Dennstaedtiaceae. Las esporas de Pteridaceae son usualmente triletes y raramente monoletes, mientras que las esporas de Polypodiaceae y Thelypteridaceae son usualmente monoletes y raramente triletes (Tryon y Lugardon, 1991). Entre los representantes de estas ocho familias se analizaron la morfología de las frondes y el tamaño y ornamentación de sus esporas, determinándose que el género más aproximado a nuestra especie fósil, era Microlepia perteneciente a la familia Dennstaedtiaceae.

Sobre la superficie foliar de "Cladophlebis" tripinnata se observa la presencia de corpúsculos protuberantes, redondeados y pequeños, de 0.2 mm de diámetro, dispuestos irregularmente pero con una cierta tendencia a seguir el recorrido de las venas secundarias. Internamente, estas estructuras parecen estar formadas por una base circular de aproximadamente 15 células,

algo agrandadas. Si bien, no se puede aseverar que se trate de esporangios aislados, su forma lo sugiere (Fig. 1). Por otra parte, en el centro de uno de estos cuerpos se encontró una másula de esporas.

Es interesante hacer notar que en la actualidad, la familia Schizaeaceae es la única que posee esporangios aislados, pero sus pinnulas fértiles se hallan totalmente modificadas, salvo en el género Mohria que habita en el sur y sudeste de Africa y Madagascar. En Mohria las pinnulas fértiles se mantienen como las vegetativas, pero sus esporas están muy ornamentadas, la exina posee gruesos cordones paralelos entre sí que cubren toda su superficie y el tamaño de las esporas varía entre 67 y 107 μm (De La Sota y Morbelli, 1987). Estas esporas son muy semejantes por sus medidas y ornamentación al género fósil Cicatricosisporites, que es muy abundante en los sedimentos de la Formación Baqueró (Archangelsky y Gamero, 1966).

Las esporas más grandes de "Cladophlebis" tripinnata tienen un diámetro de 42 μm y su superficie es lisa a micropunteada, por lo que, palinológicamente Mohria sería inviable para ser utilizado como género de comparación con la especie fósil, salvo por el carácter de esporangios aislados.

En el orden Pteridospermales ?, el género Mesosingeria Archangelsky (1963) está representado por frondes que poseen caracteres gimnospermicos muy marcados. Sus pinnulas presentan una superficie pequeña y lisa cubierta por abundantes ceras epicuticulares. Sus células epidérmicas poseen paredes rectas y engrosadas, los aparatos estomáticos son del tipo actinocítico, con células oclusivas protegidas por un reborde de paredes muy elevadas, con 5 a 6 células subsidiarias y varias células vecinas que se superponen para formar la pared de una proyección tubular dando lugar a una profunda cámara epistomática. Su índice estomático es bajo (Cuadro Nº 5).

Las Pteridospermales son consideradas "helechos con semillas", por ser el grupo más primitivo de Gimnospermas que se

conoce, representado por frondes del tipo de los helechos y óvulos de tipo gimnospermico (Oliver y Scott, 1904). Con relación al género Mesosingeria, originalmente ubicado dentro de este Orden por Archangelsky (1963), no se encontraron órganos reproductivos o fructificaciones en conexión orgánica, sólo se hallaron frondes con típicos caracteres xeromorfos. En cuanto a los estomas, la morfología externa y el CT de los mismos muestran grandes semejanzas con los que poseen las especies actuales Dioon edule Lindl. (Florin, 1931, pág. 66, figs. 2 m, n, o y s), Dioon spinulossum Dyer (Florin, 1933, pág. 15, fig. 4), Ceratozamia Jacq. (Florin, 1933, pág. 18, fig. 5h) y Cycas revoluta L. (Lám. 29, figs. a- f), hecho que permitiría asociar a este género fósil en particular, con las Cycadales. Cabe destacar, que en la misma Formación se ha reconocido un género de frondes pinnadas, Ticoa (Lám. 23, figs. a - d), que también se vincula a las Cycadales.

El género Ruflorinia (Archangelsky, 1963) es el único representante del orden Caytoniales. Ruflorinia posee frondes con pinnulas de textura membranacea y células epidérmicas de paredes muy sinuosas, semejantes a las de las Pteridófitas. Los caracteres xeromorfos, típicos de las Gimnospermas, están dados por la presencia de abundantes ceras epicuticulares, estomas algo hundidos y bajo índice estomático (Cuadro Nº 7). Los estomas están rodeados por 6 a 8 células subsidiarias papilosas. Estas papilas se unen sobre las células oclusivas, a la manera de una roseta, para formar una pequeña cámara epistomática, de paredes algo elevadas. Este carácter es típicamente xeromorfo y se observa actualmente, en varias Gimnospermas y Angiospermas de alta montaña y zonas áridas (Cutler, 1982).

Dentro del orden Cycadales, a nivel fósil, Sueria Menéndez (1965) es el único género que posee hojas enteras de textura membranacea, con células epidérmicas de paredes muy sinuosas; en cambio, Mesodescolea Archang. (1963), Pseudoctenis Seward (Archangelsky y Baldoni, 1972), Ticoa Archang. (1963) y

Almargemia Florin (Archangelsky, 1966), poseen hojas pinnadas de textura coriácea, con células epidérmicas de paredes rectas y engrosadas (Archangelsky, 1963; Archangelsky, 1966; Archangelsky y Baldoni, 1972).

Sueria y los otros cuatro géneros citados, presentan caracteres xeromorfos comunes, como son la presencia de ceras epicuticulares y los aparatos estomáticos con células oclusivas hundidas y protegidas por rebordes elevados de pared cuticular. En Sueria los estomas están rodeados por 5 a 8 células papilosas que forman una cámara epistomática relativamente reducida.

Mamay (1976), Gillespie y Pfefferkorn (1986) y Taylor y Taylor (1993) sugieren que tanto los ancestros como las primitivas Cycadales habrían tenido hojas enteras, siendo la pinnación un estado derivado del anterior. Las hojas de las Cycadales habrían evolucionado desde láminas foliares grandes con márgenes enteros del tipo Taeniopteris como las que existieron durante el Paleozoico, a hojas con márgenes crenados a lobulados durante el Mesozoico, para finalizar en pinnas de márgenes enteros del tipo cycadal o zamioide durante el Cenozoico. Estas diferencias morfológicas y anatómicas permitirían señalar que Sueria habría sido una planta con caracteres semejantes a los que presentaban los géneros más antiguos del Orden, como son las hojas grandes con márgenes enteros. Por otra parte, los ejemplares aquí estudiados poseen una epidermis delicada con células de paredes sinuosas (como en las Pteridófitas) y ceras epicuticulares y estomas hundidos como en las Cycadales.

En cambio, si comparamos a Sueria con el género actual Encephalartos, observamos que sus diferencias son múltiples y radican en la forma, textura y arquitectura de sus hojas, en la composición ultraestructural de la membrana cuticular de su epidermis (Fig. 4), en la presencia de hipodermis en la especie actual y en un mayor índice estomático en la especie fósil (Cuadro Nº 10). Sólo conservan en común, el hábito de vida arbustivo, la presencia de abundantes ceras epicuticulares y los aparatos estomáticos del tipo actinocítico.

El orden Bennettitales está representado por las hojas de los géneros Otozamites Braun (Menéndez, 1966), Dictyozamites Oldham (Menéndez, 1966), Ptilophyllum Morris (Menéndez, 1966), Pterophyllum Brongniart (Menéndez, 1966) y Zamites Brongniart (Menéndez, 1966). Estos géneros difieren entre sí por la morfología y el tamaño de sus frondes, pero conservan en común, el hábito de vida arbustivo y los caracteres anatómicos de su epidermis foliar. En general, tanto Otozamites como los otros géneros, poseen la epidermis inferior de sus pinnas muy ornamentada por diferentes tipos de tricomas simples o compuestos. La existencia de superficies cuticulares muy rugosas es un carácter xeromorfo presente en plantas que habitan zonas áridas (Cutler, 1982).

Las pinnas de Otozamites poseen otros caracteres anatómicos para destacar, como su textura membranácea, sus células epidérmicas de paredes muy sinuosas y sus aparatos estomáticos del tipo paracítico, carácter que se halla solamente en algunos helechos (Cuadro N° 11). Las Bennettitales fueron el primer grupo de plantas que desarrolló estomas paracíticos como un carácter constante, con células subsidiarias muy especializadas y cutinizadas y células oclusivas que internamente presentan paredes engrosadas y polos delgados (Krassilov, 1976). En la actualidad, aparatos estomáticos de este tipo no se encuentran en las Gimnospermas, sólo se presentan en algunas familias de Pteridófitas como las Dicksoniaceae (sólo en los géneros Dicksonia y Cibotium), Metaxyaceae, Lophosoriaceae, Dipteridaceae y Cheirolepuriaceae; y en algunas Angiospermas como las pertenecientes a la familia Rubiaceae (Van Cotthem, 1970 y 1973).

En las Bennettitales, este tipo de estomas posee una pequeña cámara epistomática de paredes bajas, parcialmente protegida por las papilas de las células subsidiarias que se unen transversalmente sobre el ostíolo; en la actualidad, las familias de Pteridófitas y Angiospermas que poseen aparatos estomáticos paracíticos no conservan este tipo de protección.

El orden Ginkgoales está representado solamente por el género Ginkgoites, con dos especies: G. tigrensis y G. ticoensis (Archangelsky, 1965). Comparando estas especies con la actual encontramos las siguientes diferencias: Ginkgoites tigrensis presenta la hoja dividida en tres a seis lóbulos, los aparatos estomáticos son tetracíticos y actinocíticos, sus células subsidiarias forman un reborde de paredes bajas y su índice estomático es de 10.7; en cambio, Ginkgo biloba posee hojas enteras o divididas en dos lóbulos, los aparatos estomáticos son del tipo actinocítico, sus células subsidiarias forman una roseta de papilas alrededor del estoma y su índice estomático es de 9.1 (Cuadro Nº 14).

Respecto a la ornamentación de la epidermis, observamos que la hoja actual posee la cara superior subpapilosa y la inferior papilosa, mientras que en las especies fósiles, G. tigrensis posee ambas epidermis lisas y G. ticoensis las presenta papilosas, con la diferencia que en esta última especie, las papilas, a menudo, faltan en las células subsidiarias (Archangelsky, op. cit.). Ultraestructuralmente, tanto la hoja actual como la fósil, poseen la pared externa de la epidermis formada por las mismas capas y con un espesor muy semejante (Fig. 4).

En el orden Coniferales, el género Athrotaxis D. Don (Archangelsky 1963) está representado por una única especie A. ungeri y el género Tomaxellia por dos especies T. biforme y T. degiustoi (Archangelsky, 1963).

El género Tomaxellia pertenece a una familia de coníferas extinguidas, las Cheirolepidiáceas y el género Athrotaxis a las Taxodiáceas. El análisis cuticular del género Tomaxellia indicaría que las Cheirolepidiáceas, son muy semejantes a las Taxodiáceas, aunque la mayoría de los paleobotánicos coinciden en emparentar al grupo no sólo con las Taxodiáceas, sino también con las Cupressáceas y las Araucariáceas (Taylor y Taylor, 1993). Lo cierto es que fue una familia netamente mesozoica, que coexistió

junto con las otras familias de Coniferales, en regiones de climas cálidos y poco húmedos, extinguiéndose a fines del Cretácico Superior (aunque hay registros polínicos para el Paleoceno), por causas aún no determinadas.

Los géneros Tomaxellia y Athrotaxis fueron comparados con representantes de Taxodiáceas actuales como Sequoia y Taxodium, encontrándose grandes similitudes entre ellos (Cuadros Nº 17 y 18). Los cuatro géneros poseen hojas pequeñas de textura coriácea y venación hifódroma. Las hojas presentan ceras epicuticulares, células epidérmicas de paredes rectas y engrosadas, aparatos estomáticos del tipo ciclocítico y células oclusivas protegidas por un reborde bajo. Ultraestructuralmente, tanto las especies fósiles como las actuales presentan la pared externa de la epidermis, formada por una membrana cuticular con dos capas, una laminar o compacta y la otra reticulada, y una delgada pared celular (Fig. 4).

Sin embargo, encontramos algunos caracteres particulares que debemos señalar: Tomaxellia biforme y Athrotaxis ungeri poseen papilas en la epidermis inferior del extremo basal de la hoja; Tomaxellia biforme y Sequoia sempervirens presentan dimorfismo foliar; Tomaxellia biforme, Athrotaxis ungeri y Taxodium mucronatum poseen estomas en ambas epidermis (superior e inferior); en las especies fósiles se disponen irregularmente, en tanto que, la especie actual los presenta en dos bandas paralelas; Athrotaxis ungeri posee una hipodermis compuesta por varios estratos celulares y Sequoia sempervirens posee un único estrato celular en su hipodermis; y finalmente, las dos especies actuales poseen cristales de oxalato de calcio en la interfase existente entre la membrana cuticular y la pared celular, mientras que, en las especies fósiles no se observan marcas o espacios que pudieran haber albergado cristales en su interior.

ASPECTOS ULTRAESTRUCTURALES

Corner (1964) considera que la cutícula fue uno de los cuatro "grandes inventos" de las plantas terrestres, los otros tres restantes fueron los espacios intercelulares, la lignina y la semilla.

La cutícula, al igual que los estomas, cumple un rol fundamental en la vida de las plantas, ya que regula la pérdida de agua y las mantienen hidratadas, siendo la epidermis cutinizada una eficaz barrera contra la desecación.

A nivel ultraestructural, Lyshede (1982) especifica que la pared externa de la epidermis está dividida en cinco capas principales, que de afuera hacia adentro son las siguientes: ceras epicuticulares, que cubren la superficie de la mayoría de las plantas superiores y están representadas por cuerpos paracristalizados o capas amorfas de espesor y formas diversas; la cutícula propiamente dicha, de espesor variable, formada por cutina con algunas incrustaciones de ceras en determinados casos; la capa cutinizada o capas cuticulares, formada por un esqueleto de celulosa y hemicelulosa con incrustaciones de cutina, ceras y pectina. Esta capa forma la mayor parte de la pared epidérmica externa y en las plantas xerófitas se halla dividida en una capa superior y una capa inferior con microcanales de pectina; la capa de pectina, una especie de "laminilla media" externa, que es muy delgada y se tiñe con rojo de rutenio; y la pared celular, formada por celulosa con algunas incrustaciones de pectina.

Las epidermis foliares de las especies fósiles estudiadas presentan en su superficie, restos de ceras epicuticulares y ultraestructuralmente, la pared externa está formada por la membrana cuticular y restos de la pared celular. De acuerdo al grado de preservación y al grosor de cada una de las cutículas, estas capas pueden ser más o menos evidentes.

En el género Mesosingeria, la capa cuticular superior es compacta y no demasiado gruesa, en cambio, la inferior presenta un gran desarrollo y una estructura alveolar, esponjosa, con

espacios de diferentes tamaños (Fig. 3). En Ruflorinia, la capa superior es más abierta y laminada, mientras que la capa inferior conserva el carácter alveolar, pero es más angosta y posee espacios más pequeños (Fig. 3). En este género se observa un importante desarrollo de las paredes anticlinales.

En Sueria, el deterioro de la cutícula es muy grande, sin embargo, la membrana cuticular presenta pequeños espacios irregulares en su capa inferior, siendo la capa superior aparentemente más compacta (Fig. 3). En cambio, en el género Otozamites, la capa cuticular inferior tiene aspecto esponjoso, mientras que la superior es compacta (Fig. 3). Ambas capas cuticulares son delgadas y sus paredes anticlinales están poco desarrolladas.

En el género Ginkgoites, las capas cuticulares tienen un espesor semejante, siendo la superior más compacta que la inferior, en esta última, persisten todavía algunos cordones cuticulares (Fig. 3). La pared celular, de aspecto laminar, tiene una densidad electrónica menor y está muy bien preservada.

En Tomaxellia, la capa cuticular superior es compacta y la capa inferior reticulada, con presencia de profusos cordones cuticulares (Fig. 3); esta capa adquiere gran desarrollo en las paredes anticlinales. La pared celular es delgada, continua y de menor densidad electrónica. En cambio, Athrotaxis posee una capa superior más abierta y laminar, una capa inferior más desarrollada y menos reticulada, con cordones cuticulares poco visibles (Fig. 3), y escasos restos de pared celular. Por debajo de la epidermis, se observa una hipodermis formada por varios estratos celulares.

Los alveolos o espacios aéreos presentes en las membranas cuticulares de Mesosingeria, Ruflorinia, Sueria y Otozamites, podrían haber desempeñado el rol de reservorios de agua o gases como CO₂.

En la actualidad, entre las plantas xerófitas, las suculentas, se caracterizan por acumular grandes cantidades de agua en los tejidos de sus tallos y hojas, durante los periodos

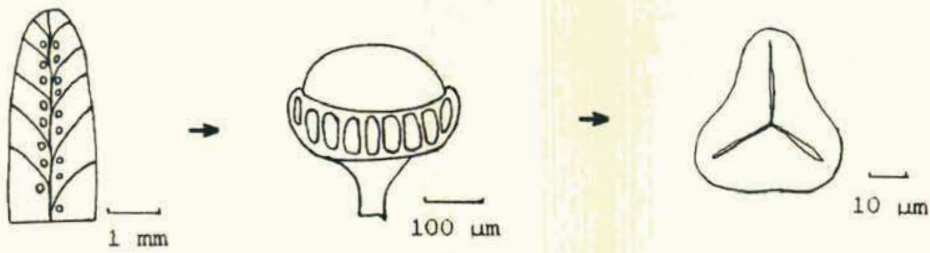
de lluvia.

Durante los periodos secos, las tasas de transpiración descienden a un mínimo, permitiendo que el agua acumulada en los tejidos se pierda muy lentamente (Seddon, 1974).

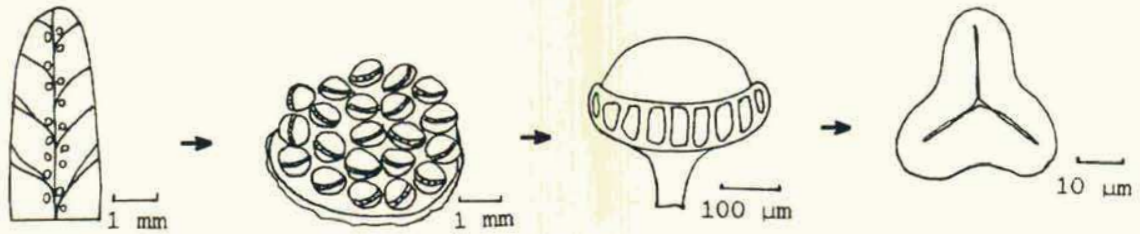
En contraste con la mayoría de las plantas, los estomas de las suculentas, permanecen cerrados durante el día, cuando la transpiración y la pérdida de agua son mayores, abriéndose durante la noche. El problema de las plantas que habitan en ambientes secos es encontrar un balance entre la evaporación de agua a través de los estomas (necesaria para enfriar la superficie foliar) y el ingreso de CO_2 , utilizado en la fotosíntesis (Seddon, op. cit.).

Al restringir la transpiración, restringen también el ingreso de CO_2 durante el día, por lo que el mismo ingresa durante la noche, siendo almacenado en las células para ser utilizado al día siguiente como ácido orgánico en el proceso fotosintético (Shields, 1950).

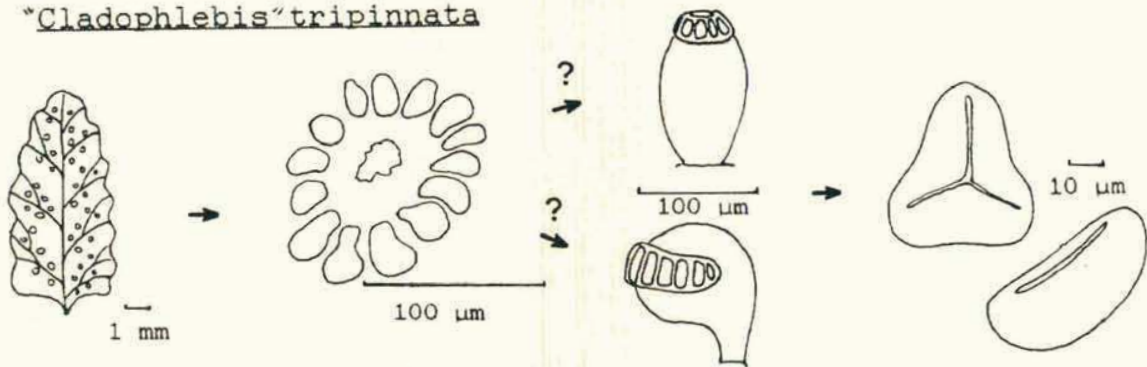
"Cladophlebis" cyathifolia



Cyathea fuliginosa



"Cladophlebis" tripinnata



Microlepidia strigosa

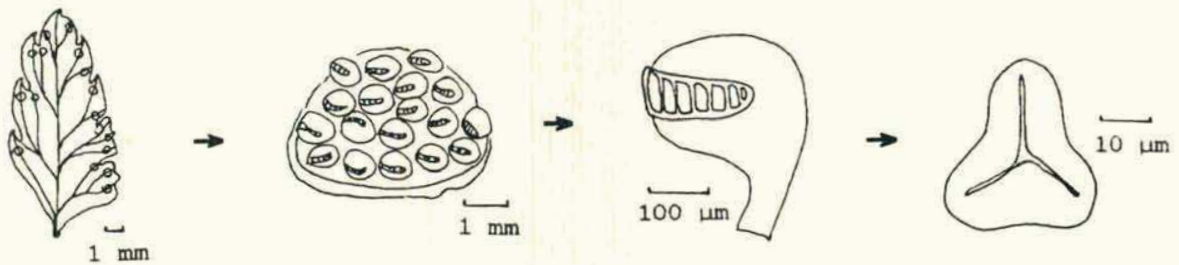
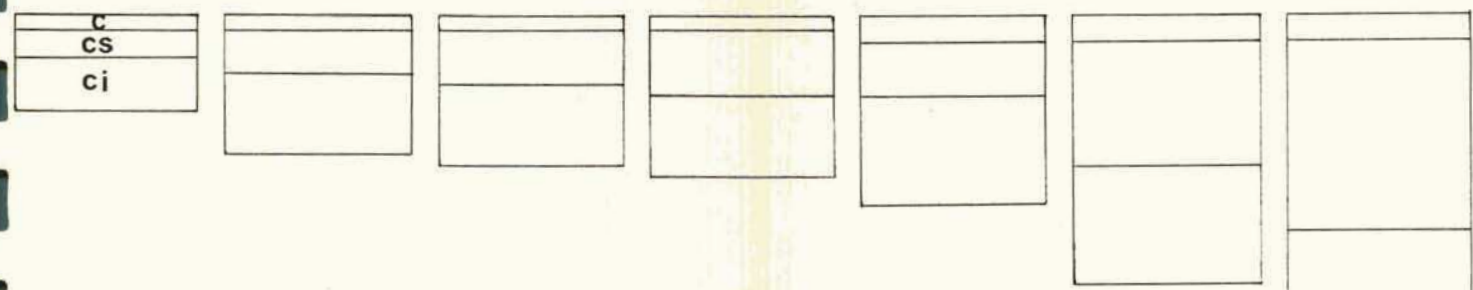
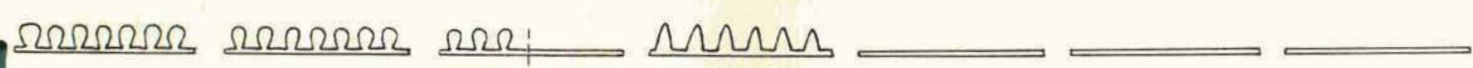
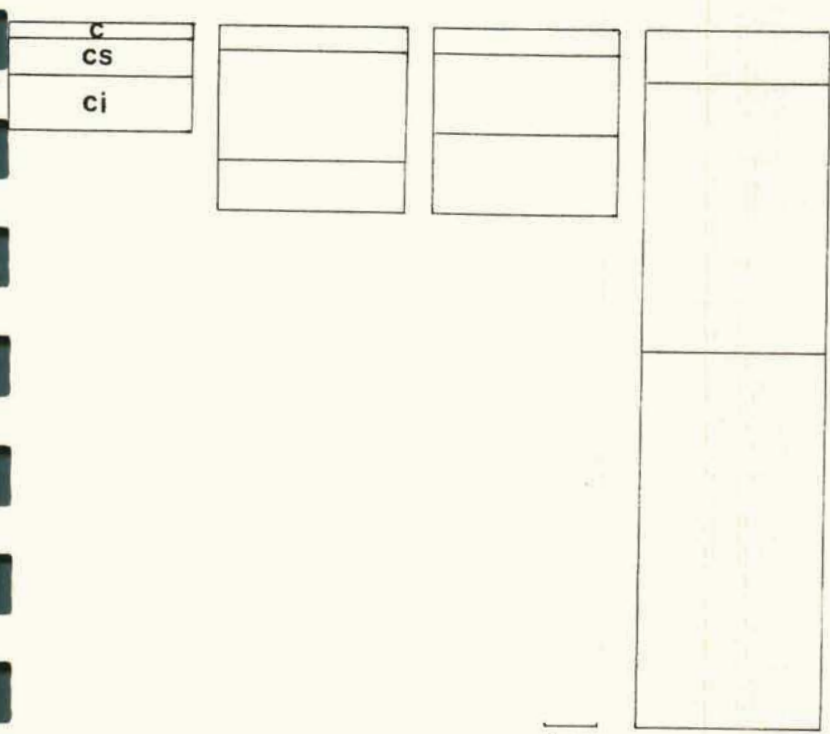


Figura Nº 1: Esquema de las pinnulas, esporangios y esporas de las Pteridófitas fósiles y actuales estudiadas.

Ruflorinia Sueria Ginkgoites Otozamites Athrotaxis Tomaxellia Mesosingeria



Ginkgo Sequoia Taxodium Encephalartos

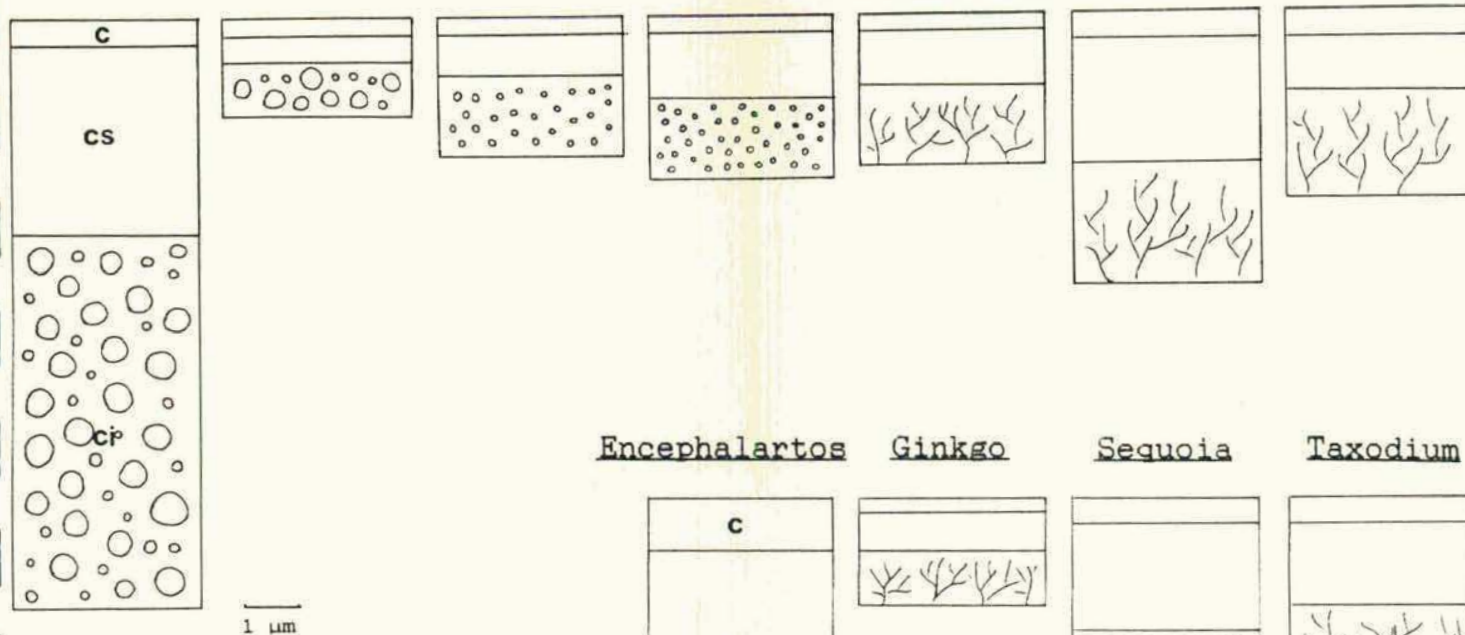


1 μ m

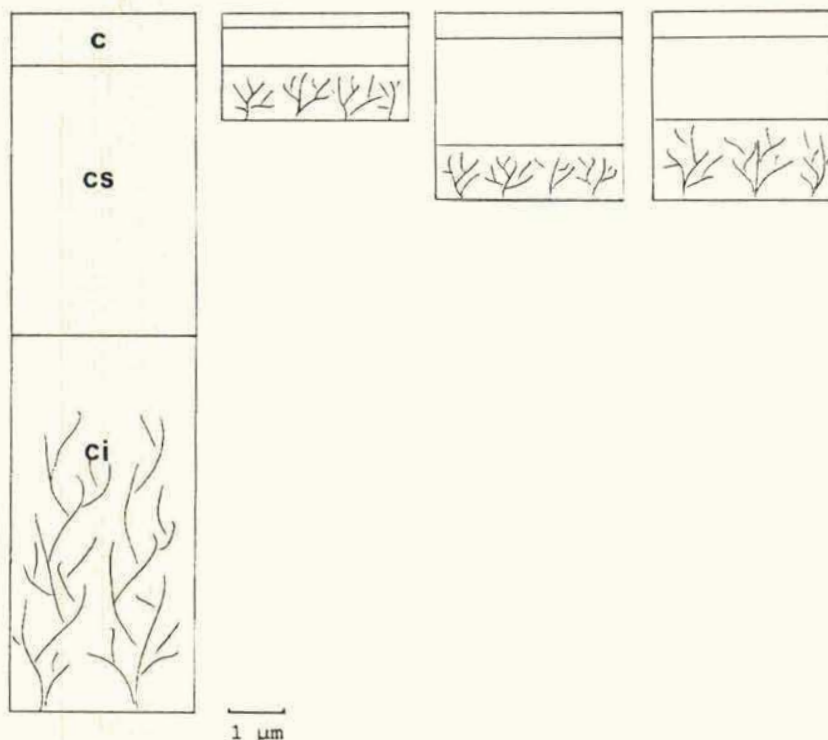
1 μ m

Figura N° 2: Esquema de la ornamentación epidérmica y de los CT de las membranas cuticulares de las Gimnospermas fósiles y actuales estudiadas; c: cutícula; cs: capa superior; ci: capa inferior.

Mesosingeria Ruflorinia Sueria Otozamites Ginkgoites Tomaxellia Athrotaxis



Encephalartos Ginkgo Sequoia Taxodium



alveolos



cordones cuticulares
o microcanales

Figura Nº 3: Esquema de las membranas cuticulares de las Gimnospermas fósiles y actuales estudiadas, detallando la estructura interna de su capa inferior; c: cutícula; cs: capa superior; ci: capa inferior.

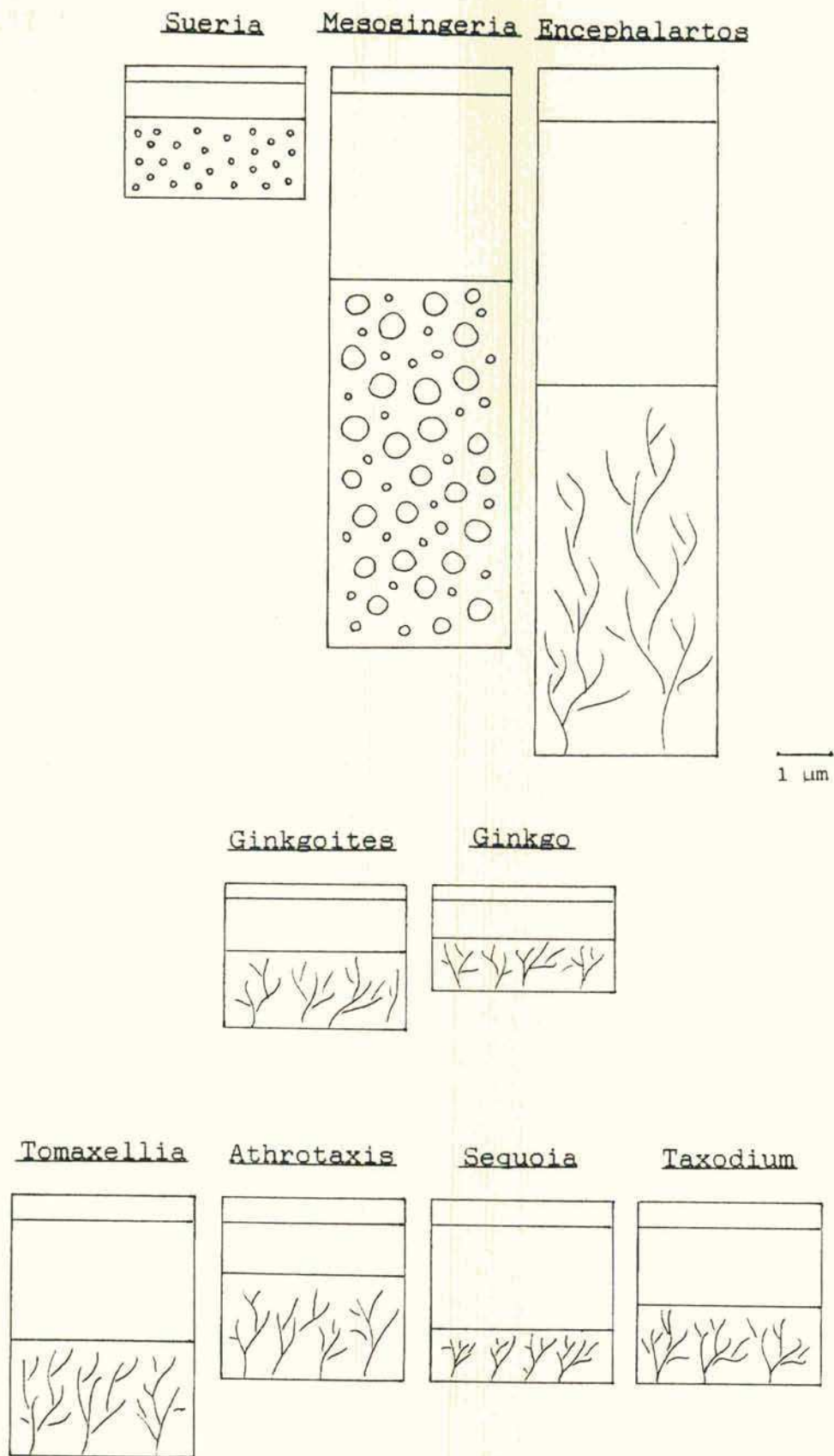
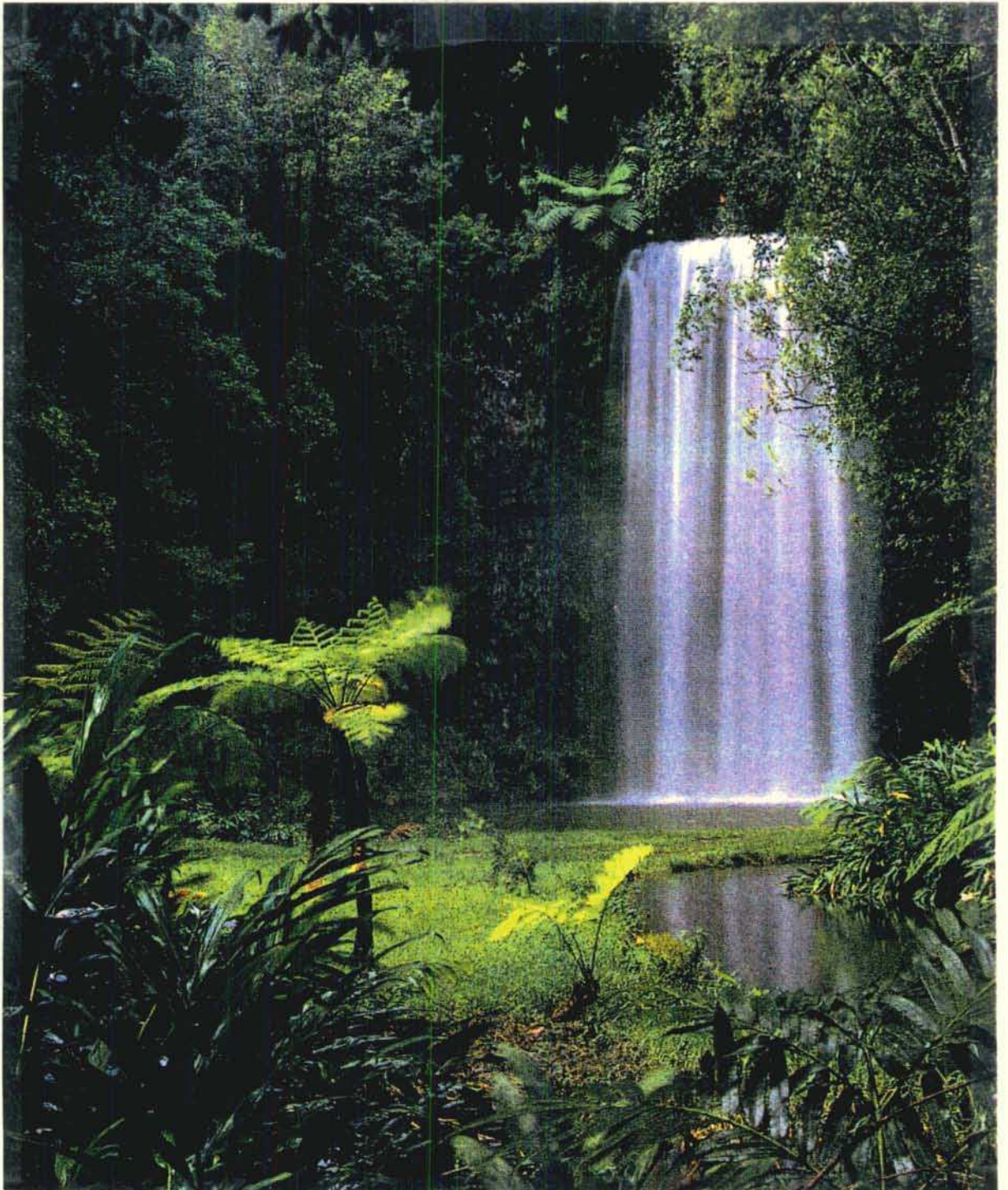


Figura N^o 4: Esquemas comparados de los CT de las membranas cuticulares de los géneros fósiles y actuales estudiados pertenecientes a los órdenes Cycadales, Ginkgoales y Coniferales.

CAPITULO 12

*CONSIDERACIONES
PALEOECOLOGICAS*



CAPITULO 12

Consideraciones Paleoecológicas

Como la mayoría de las plantas están directamente expuestas a la atmósfera, la estructura de las comunidades vegetales y las características individuales de las mismas (arquitectura foliar, anillos de crecimiento, etc.), pueden dar una indicación climática del medio en el cual habitan, relacionada con la temperatura, las precipitaciones, la evaporación, la estacionalidad y la distribución de la luz sobre la superficie terrestre, a través del tiempo (Spicer, 1990).

Christophel y Greenwood (1989) realizaron estudios sobre cambios en el clima y la vegetación de Australia durante el Terciario, basándose en el tamaño de las hojas (relación largo/ancho) y en la presencia o ausencia de mesófilo.

Wolfe (1990) en su estudio sobre el aumento de temperatura registrado en el límite Cretácico Superior/Paleoceno, sugiere que hojas con superficies obovadas y márgenes enteros indican aumentos de la temperatura y disminución de la humedad; superficies ovadas y márgenes irregulares o poco dentados, disminución de temperatura y humedad; superficies ovales y márgenes muy dentados, disminución de la temperatura y aumento de la humedad; finalmente, superficies ovales y márgenes muy dentados, pero con ápices atenuados, aumentos de temperatura y humedad.

Por otra parte, según Ihlenfeldt y Hartmann (1982), las plantas xeromorfas poseen caracteres propios que sirven para determinar las condiciones ambientales en las cuales se desarrollan.

Los caracteres xeromorfos más importantes son: el tamaño pequeño de las hojas, la presencia de ceras epicuticulares, la ornamentación de la epidermis, la posición de los estomas, y la presencia de cristales y cordones cuticulares en la pared externa

de la epidermis.

Tamaño de las hojas: La exposición de superficies foliares pequeñas reduce la pérdida de agua del vegetal, disminuyendo la tasa de transpiración cuticular diaria.

Presencia de ceras epicuticulares: El grosor de las ceras epicuticulares depende de la radiación solar recibida. Esta cobertura puede influir en el balance de la radiación, como fue demostrado por Eller (1979), en su estudio sobre plantas suculentas. En algunas xerófitas, las ceras forman solamente pequeños tapones sobre los estomas, y con los años, estos cuerpos se van agrandando transformándose en una gruesa capa que cubre toda la superficie foliar, reduciendo la pérdida de agua que sufre la planta a través de la transpiración. Se ha comprobado que grandes cantidades de ceras depositadas sobre los estomas, impiden que el agua de lluvia se acumule sobre ellos y bloquee su funcionamiento, en los periodos estacionales de mayor actividad (Eller, op. cit.).

Ornamentación de la epidermis: En las plantas xeromorfas se destacan dos tipos de esculturas epidérmicas: superficies con elevaciones (rugosidades) y superficies con tricomas en las células epidérmicas.

La presencia de elevaciones cuticulares y tricomas en las células epidérmicas puede influir en los cambios térmicos de la superficie foliar. Barthlott y Wollenweber (1981) demostraron que la acción del viento sobre esculturas de este tipo, produce turbulencias superficiales que enfrían su epidermis y reducen el stress de la hoja provocado por la luz solar a la que fue expuesta durante el día. Su función cambia durante la noche ya que, cuando el agua de rocío cae humectando la superficie de la hoja, con una temperatura inferior a 15° y una humedad ambiente del 80%, estas esculturas retienen a las pequeñas gotas de agua depositadas entre ellas, formándose un gradiente de vapor positivo desde afuera hacia adentro de la hoja, que permite la apertura de los estomas y el ingreso del CO₂ necesario para la formación del ácido málico.

Posición de los estomas: Para Cutler (1982), la disposición y protección de los estomas es otro factor de importancia en la determinación del medio ambiente.

Los estomas superficiales son comunes en las plantas de climas templados y húmedos. Sin embargo, también encontramos estomas superficiales en especies que habitan zonas más cálidas, con áreas donde el vapor de agua es un factor constante en la atmósfera, producto de la humedad provocada por las cascadas y la existente en las orillas de ríos, arroyos y estanques de aguas permanentes.

También hay hojas con superficies lisas y estomas suavemente hundidos, con una cámara epistomática grande formada por lóbulos bajos. Estos dispositivos pertenecen a plantas que viven en praderas con planicies de inundación o sobre laderas húmedas.

Estomas hundidos con lóbulos elevados y cavidades epistomáticas de distintos grados, se observan en plantas sumamente expuestas. Estas cámaras epistomáticas sirven de protección contra la pérdida de agua cuando las células oclusivas están cerradas, siendo particularmente eficientes cuando los estomas se abren. Además, estas plantas poseen superficies foliares muy rugosas, con papilas bien desarrolladas. Estos vegetales crecen en lugares muy expuestos o sobre superficies rocosas, ya sea en planicies áridas o zonas de grandes alturas (Cutler, op. cit.).

Presencia de cristales y de cordones cuticulares en la pared externa de la epidermis: Las incrustaciones de cristales de oxalato de calcio en la pared externa de las células epidérmicas probablemente aumentarían el grado de reflexión de las hojas, protegiéndolas de longitudes de ondas que varían entre los 400 a 1300 nm, propias de plantas que habitan en zonas muy abiertas, expuestas a la radiación solar directa (Ihlenfeldt y Hartmann, op. cit.).

Con la formación de cristales de oxalato de calcio la planta acumula el exceso de calcio y ácido oxálico que no puede transportar fuera de las hojas. Las Taxáceas, Araucariáceas y

Taxodiáceas se caracterizan por poseer cristales extracelulares, siendo éste un rasgo muy primitivo y detectado sólo en estas familias (Fink, 1991).

El transporte de agua desde la superficie foliar hacia el interior de la epidermis, podría estar facilitado por los cordones cuticulares presentes en la membrana de la pared externa de la epidermis. Estos microcanales transportarían cutina y ceras, pero presumiblemente también podrían intervenir en el traslado del agua depositada en la superficie externa de la hoja, a través de las capas cuticulares de la pared celular (Lyshede, 1978).

Con el propósito de establecer las probables condiciones climáticas del medio en el que habitaron los vegetales fósiles aquí analizados, se ha recurrido a la identificación de algunos caracteres foliares que son buenos indicadores ecológicos en las plantas actuales. Dichos caracteres cumplen - y han cumplido - funciones específicas en la estrecha relación que existe entre la planta y su ambiente, permitiendo que cada individuo mantenga un equilibrio interno constante ante la presencia de diferentes factores físicos y químicos que le son adversos. En el cuadro siguiente se registran las Gimnospermas fósiles estudiadas y la presencia o ausencia de determinados caracteres xeromorfos, aplicando el criterio de Ihlenfeldt y Hartmann (1982). Como se ha visto, según estos autores, los caracteres más utilizados para indicar la presencia de xerofitismo son: el tamaño de las hojas, la presencia de ceras epicuticulares, la ornamentación de la epidermis, la posición de los estomas y la presencia de cristales y cordones cuticulares en la pared externa de la epidermis. La forma de las hojas y el tipo de márgenes presentes en las mismas, utilizados por Wolfe (1990) en su estudio sobre aumentos de temperatura, no aportaron en este trabajo mayores datos, ya que como puede apreciarse en el Cuadro Nº 19, las plantas analizadas se caracterizan por poseer hojas con formas ovales y márgenes enteros, casi sin excepción.

| Caracteres | M | R | S | O | G | T | A |
|---------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|
| Hojas: grandes o medianas | | | x | | x | | |
| pequeñas | | | | | | x | x |
| Frondes | x | x | | x | | | |
| Forma: ovada | | | | x | x | x | x |
| oval | x | x | x | | | | |
| Márgenes: enteros | x | x | x | x | x | x | |
| parcialmente dentados | | | | | | | x |
| Ceras epicuticulares: escasas | | | | x | x | x | x |
| abundantes | x | x | x | | | | |
| Ornamentación epi.: lisa | x | | | | x | x | x |
| con tricomas | | x | x | x | x | | |
| Estomas: poco hundidos | | | | x | x | | |
| hundidos | x | x | x | | | x | x |
| Cristales: presentes | | | | | | | |
| ausentes | x | x | x | x | x | x | x |
| Cordones cuticulares: presentes | | | | | x | x | x |
| ausentes | x | x | x | x | | | |

Cuadro N^o 19: M= Mesosingeria; R= Ruflorinia; S= Sueria; O= Otozamites; G= Ginkgoites; T= Tomaxellia; A= Athrotaxis.

Se destaca que en la Formación Baqueró las Pteridófitas están representadas por compresiones de sus frondes, que a diferencia de las Gimnospermas, raramente tienen preservada su cutícula epidérmica. Por tal motivo, no fueron incluidas en el

cuadro anterior.

El resto de la taoflora de esta Formación, está representada por Gimnospermas que a nivel foliar, presentan evidentes caracteres xeromorfos. Estos caracteres les habrían permitido enfrentarse a condiciones ambientales adversas, tales como déficit de agua, radiación solar intensa, fuertes vientos, cambios bruscos de temperatura y escasos nutrientes en el suelo.

La máxima adaptación para controlar la transpiración se observa en aquellas especies que presentan disminución en el tamaño de la hoja y gran densidad de tricomas (Carmona y Ancibor, 1995).

La reducción foliar es una de las estrategias de adaptación más difundidas en las plantas xerófitas. Otras adaptaciones son: la posición de los estomas bien protegidos y el grosor de la cutícula en los planos expuestos de las hojas (Carmona y Ancibor, op. cit.).

De acuerdo al Cuadro Nº 19 podemos observar que:

Los géneros Mesosingeria, Ruflorinia, Otozamites, Tomaxellia y Athrotaxis tienen hojas de tamaño pequeño; Mesosingeria, Ruflorinia, Sueria y Otozamites poseen los estomas más hundidos y protegidos; Mesosingeria, Ruflorinia y Sueria presentan abundantes ceras epicuticulares; Ruflorinia, Sueria y Otozamites poseen las cutículas más delgadas pero más ornamentadas, Mesosingeria, Tomaxellia y Athrotaxis tienen las cutículas más gruesas pero lisas; y Ginkgoites presenta una cutícula delgada, con una superficie lisa a poco ornamentada. Por último, Ginkgoites, Tomaxellia y Athrotaxis son los únicos géneros que poseen cordones cuticulares en la pared externa de la epidermis.

Lo anterior podría sugerir que los géneros Mesosingeria, Ruflorinia, Sueria y Otozamites poseen un marcado xerofitismo, mientras que los géneros Ginkgoites, Tomaxellia y Athrotaxis poseen caracteres xeromorfos más atenuados.

La existencia de comunidades vegetales formadas por grupos de Gimnospermas como Coniferales, Cycadales y Ginkgoales, con una mayor sobrevivencia en zonas de bajas latitudes, sugiere que la temperatura ha ido aumentando progresivamente (Spicer, 1990). Este aumento podría deberse a las altas concentraciones de CO₂ atmosférico, registradas durante el período Cretácico, llegando a ser cuatro veces más altas que en la actualidad, incrementando la temperatura global en 5.59 C (Barron *et al.*, 1994).

En la Formación Baqueró, este calentamiento de la atmósfera podría haber sido producido por varias causas, entre las que destacan, las altas concentraciones de CO₂ y el intenso vulcanismo registrado en la zona.

La geología de esta Formación indica que en la región hubo una intensa actividad volcánica, la cual se habría iniciado en el Jurásico, perdurando en el Cretácico (Archangelsky y Taylor, 1986).

La caída de ceniza volcánica habría provocado cambios edáficos y atmosféricos propiciando el desarrollo de plantas con evidentes caracteres xeromorfos (A. Archangelsky *et al.*, 1995).

Los efectos del vulcanismo en la atmósfera están dados por la presencia de gases sulfurosos y finas partículas de cenizas en suspensión, las cuales inhiben la radiación solar y provocan el descenso de la temperatura terrestre. La depositación ácida provoca perturbaciones climáticas como el descenso de la humedad ambiente y el enfriamiento de la corteza terrestre (Birks, 1994).

Cooks *et al.* (1981) detallan una serie de efectos causados por la acumulación de ceniza volcánica, como el stress que sufre la planta debido al peso que soporta sobre sus ramas y hojas, la disminución de la fotosíntesis ya que la ceniza taponar los estomas y actúa como barrera para la luz al hallarse en suspensión en la atmósfera, y la ausencia de papilas externas sobre las hojas, que podría ser interpretada como una adaptación adicional, ya que las plantas con hojas lisas permiten que las cenizas se deslicen más fácilmente sobre su superficie.

Las características foliares de los taxones estudiados en la Formación Baqueró, estarían de acuerdo con sugerir que la región tuvo temperaturas elevadas y escasa humedad ambiente, aunque también existieron arroyos y espejos de aguas permanentes (Archangelsky, 1967). Las comunidades vegetales que habitaron en el área estaban formadas entonces, por plantas hidrófitas, mesófitas y xerófitas, con neto predominio de estas últimas.

Entre las plantas hidrófitas, se destacan las Briófitas (Archangelsky y Seoane, en prensa) y las Pteridófitas. Los helechos dominaron el sotobosque y en general, vivieron en las orillas de ríos, arroyos o lagunas de aguas tranquilas, en ambientes cálidos, húmedos y umbrófilos. Sin embargo, en algunos paleosuelos más arcillosos se han encontrado grandes cantidades de rizomas de Cladophlebis, lo cual sugiere que estas Pteridófitas tuvieron también moderados caracteres xeromorfos, que les permitieron desarrollar una cobertura vegetal sustancial (Archangelsky y Andreis, com. verbal, 1995).

Dentro del grupo de las Gimnospermas, encontramos plantas mesófitas y xerófitas. Las mesófitas estaban representadas por los géneros Ginkgoites, Tomaxellia y Athrotaxis, los cuales habrían habitado en planicies de suelos húmedos e inundables, expuestos a una radiación solar intensa. Las Cheirolepidiáceas fueron coníferas que produjeron granos de polen del tipo Classopollis. Alvin (1982) especifica que las mayores concentraciones de Classopollis se correlacionan con marcadas evidencias de calor y aridez, aunque también, se los encuentra en sedimentos fluvio - lacustres, y marinos cercanos a la costa, pero siempre en zonas de altas temperaturas (Dettmann, 1994). Como las Cheirolepidiáceas probablemente ocuparon diferentes hábitats, las concentraciones de Classopollis halladas, podrían reflejar la heterogeneidad de la humedad ambiente disponible en cada uno de ellos (Spicer *et al.*, 1994). Algunos miembros de esta familia exhiben caracteres xeromorfos extremos, como hojas muy pequeñas, cutículas gruesas, estomas hundidos y márgenes dentados adyacentes a áreas de cutículas delgadas, lo cual podría haber

inducido a la planta a absorber moléculas de agua de la humedad ambiente a través de su epidermis foliar (Spicer et al., op. cit.).

Por último, las xerófitas estaban representadas por los géneros Mesosingeria, Ruflorinia, Sueria y Otozamites, los cuales habrían habitado en espacios abiertos, con intensa radiación solar y suelos rocosos a poco irrigados.

CAPITULO 13

CONCLUSIONES



CAPITULO 13

Conclusiones

En la presente tesis se desarrolló el estudio taxonómico, comparativo y paleoecológico de géneros fósiles y actuales, representados por frondes de Pteridófitas y hojas de Gimnospermas.

El material fósil analizado es de antigüedad eocretácica y pertenece a la Formación Baqueró, Provincia de Santa Cruz. Su estudio taxonómico aportó nuevos caracteres foliares que permitieron la descripción de cinco nuevas especies ("Cladophlebis" cyathifolia, Mesosingeria parva, Ruflorinia papillosa, Sueria elegans y Otozamites ornatus), la enmienda a la diagnosis de "Cladophlebis" tripinnata, y la ampliación de las diagnosis de Ginkgoites tigrensis, Tomaxellia biforme y Athrotaxis ungeri.

El estudio comparado realizado con especies actuales, utilizadas como elementos de control en esta tesis, permitió determinar lo siguiente:

Dentro del orden Filicales, los representantes de la familia Cyatheaceae parecen no haber sufrido modificaciones desde el Cretácico Temprano hasta la actualidad. Comparando "Cladophlebis" cyathifolia con Cyathea fuliginosa observamos que sus pinnulas, esporangios y esporas son muy semejantes en tamaño, forma y ornamentación. Si bien, los esporangios de la especie fósil fueron encontrados aislados, es muy probable que se hallaran agrupados en soros como en los helechos actuales (Fig. 1).

En cambio, los representantes de la familia Dennstaedtiaceae presentan sensibles diferencias. Al comparar "Cladophlebis" tripinnata con Microlepidia strigosa observamos que sus pinnulas y esporas son muy semejantes en tamaño, forma y ornamentación, aunque la especie fósil posee en una misma másula, esporas

triletes y monoletes, en tanto que, el género actual sólo presenta esporas triletes. Sin embargo, la diferencia más importante, se encontraría en los esporangios, ya que "Cladophlebis" tripinnata presenta bases circulares aisladas dispuestas a los lados de las venas secundarias. Estas bases podrían pertenecer a esporangios de anillo apical completo como los de la familia Schizaeaceae o a esporangios de anillo incompleto como los de la familia Dennstaedtiaceae, estando en la actualidad, los primeros dispuestos aisladamente y los segundos agrupados en soros. Si los esporangios fósiles fueron del tipo schizaeáceo o de anillo incompleto pero aislados como lo indican las bases halladas, estaríamos frente a una importante modificación anatómica y estructural ocurrida en los helechos de la familia Dennstaedtiaceae a lo largo del tiempo transcurrido desde el Cretácico Temprano hasta nuestros días (Fig. 1).

En las compresiones de los helechos analizados no se encontraron restos cuticulares que permitieran un estudio anatómico de las mismas, por lo que es de suponer que sus epidermis eran tan delicadas como las actuales, representadas en este trabajo por el género Pteris, que en su CT muestra la existencia de una membrana cuticular muy delgada.

En cambio, en las Gimnospermas estudiadas se encontraron momificaciones de sus hojas que permitieron realizar un detallado estudio anatómico y ultraestructural que determinó la existencia de caracteres xeromorfos muy marcados.

En las plantas xerófilas, la falta de una gruesa cutícula foliar puede estar sustituida por una ornamentación epidérmica más densa.

Entre los géneros fósiles estudiados Ruflorinia y Sueria poseen las membranas cuticulares más delgadas y las superficies epidérmicas más ornamentadas. Ginkgoites, en cambio, posee un espesor semejante al de Sueria, pero su superficie foliar puede ser papilosa o lisa según se trate de G. ticoensis o G. tigrensis, respectivamente. Otozamites sería un género transicional pues combina la presencia de una membrana más gruesa

que las anteriores, con una superficie muy ornamentada. Finalmente, Athrotaxis, Tomaxellia y Mesosingeria poseen paredes gruesas y superficies lisas. Entre las especies actuales, la única superficie ornamentada es la de Ginkgo biloba, siendo su membrana cuticular delgada (Fig. 2).

Ultraestructuralmente, la capa inferior de la membrana cuticular de las especies fósiles presenta importantes diferencias dentro de los distintos géneros. La capa inferior de Mesosingeria, Ruflorinia, Sueria y Otozamites posee alveolos de diferentes tamaños, siendo muy notorios en los dos primeros géneros y pequeños en los dos restantes. En cambio, Ginkgoites, Tomaxellia y Athrotaxis poseen cordones cuticulares o microcanales, igual que las especies actuales (Fig. 3).

Por último, comparando las membranas cuticulares de las especies fósiles y actuales de los distintos Ordenes, observamos que las mayores diferencias radican en el orden Cycadales, ya que Sueria posee una pared muchísimo más delgada que Encephalartos, en cambio, Mesosingeria posee un espesor muy semejante al género actual, hecho que asociado a sus otros caracteres xeromorfos descriptos, como son sus frondes pinnadas y sus estomas muy hundidos y protegidos, semejantes a los que se hallan actualmente en varios representantes de la familia Zamiaceae, permitirían vincular a este género fósil con el orden Cycadales y no con las Pteridospermales como se sugirió originalmente.

En cuanto a la estructura de la capa inferior, Sueria y en especial, Mesosingeria presentan alveolos de diferentes tamaños, en cambio, Encephalartos sólo posee cordones cuticulares muy desarrollados (Fig. 4).

Dentro de los ordenes Ginkgoales y Coniferales, al comparar las membranas cuticulares de las especies fósiles y actuales, no se observan mayores diferencias en el espesor o en la estructura de las capas inferiores, hecho que permitiría suponer que las hojas de Ginkgoites, Tomaxellia y Athrotaxis fueron muy semejantes a las de los géneros actuales Ginkgo, Sequoia y Taxodium (Fig. 4).

Finalmente, el estudio paleoecológico parece sugerir que durante el Cretácico Inferior (Barremiano tardío - Aptiano temprano), la Formación Baqueró tuvo temperaturas elevadas y escasa humedad ambiente, tal vez como consecuencia de las altas concentraciones de CO₂ presentes en la atmósfera, o de la intensa actividad volcánica registrada en la zona desde el Jurásico hasta fines del Cretácico.

La identificación de caracteres xeromorfos tan marcados en las cutículas foliares de las Gimnospermas fósiles estudiadas, tales como hojas de pequeño tamaño, ceras epicuticulares, estomas hundidos y protegidos, y epidermis gruesas o delgadas pero muy ornamentadas, está sugiriendo que en general, estas plantas habitaban en espacios abiertos con suelos húmedos a poco irrigados o rocosos e intensa radiación solar.

También existían ambientes húmedos y umbrófilos en las orillas de ríos, arroyos o espejos de aguas tranquilas, ocupados por Briófitas y Pteridófitas que probablemente formaban un denso sotobosque.

A lo largo de este trabajo se ha podido comprobar que, la utilización de especies actuales como elementos de comparación, allana el difícil camino de la Paleobotánica en la reconstrucción morfológica, anatómica y ultraestructural de los distintos órganos y tejidos que formaron las plantas que habitaron en el pasado. Su análisis detallado permite también una aproximación bastante precisa en la identificación de las condiciones climáticas que presentaba el medio en el que se desarrollaron estos vegetales.



S. Archangelsky



Dra. Elena Ancibor



Liliana V. de Serrano

BIBLIOGRAFIA

BIBLIOGRAFIA

- Alvin, K.L., 1982.

Cheirolepidiaceae: Biology, structure and paleoecology. Rev. Palaeobot. Palynol., 37: 71-98. Amsterdam.

- Ancibor, E., 1992.

Anatomía ecológica de la vegetación de la Puna de Mendoza I. Anatomía foliar. Parodiana, 7 (1-2): 63-76. Buenos Aires.

- Andrews, H.N., 1961.

Studies in Paleobotany. Ed.: J. Wiley & Sons. Nueva York.

- Andrews, H.N., Arnold, C.A., Boureau, E., Doubinger, J. y Leclercq, S., 1970.

Traité de Paléobotanique (Filicophyta). Ed.: E. Boureau. p.p. 519. París.

- Appert, O., 1973.

Die Pteridophyten aus dem Oberen Jura des Manamana in Südwest-Madagaskar. Schweizerische Paläontologische Abhandlungen, 94: 1-62. Suiza.

- Archangelsky, A., Andreis, R., Archangelsky, S., Artabe, A., 1995.

Cuticular characters adapted to volcanic stress in a New Cretaceous Cycad from Patagonia, Argentina. Rev. Paleobot. Palynol. (en prensa). Amsterdam.

- Archangelsky, S., 1963.

Notas sobre la flora fósil de la zona de Ticó, provincia de Santa Cruz. Ameghiniana, 3 (2): 57-62. Buenos Aires.

- Archangelsky, S., 1963.

Notas sobre la flora fósil de la zona de Ticó, provincia de Santa Cruz. 2. Tres nuevas especies de Mesosingeria. Ameghiniana, 3 (4): 113-120. Buenos Aires.

- Archangelsky, S., 1963.

A new Mesozoic flora from Ticó, Santa Cruz province, Argentina. Bull. British Museum (Nat. Hist.) Geology, 8 (2): 47-92. Londres.

- Archangelsky, S., 1964.

Notas sobre la flora fósil de la zona de Ticó, provincia de Santa

Cruz. 3. Ruflorinia pilifera n. sp., 4. Equisetites sp.. Ameghiniana, 3 (8): 221-226. Buenos Aires.

- Archangelsky, S., 1964.

Notas sobre la flora fósil de la zona de Ticó, provincia de Santa Cruz. Ameghiniana, 3(9): 280-284. Buenos Aires.

- Archangelsky, S., 1965.

Fossil Ginkgoales from the Ticó flora, Santa Cruz province, Argentina. Bull. British Museum (Nat. Hist.) Geology, 10 (5): 121-137. Londres.

- Archangelsky, S., 1965.

Notas sobre la flora fósil de la zona de Ticó, provincia de Santa Cruz. 7. Dos nuevas especies de megasporas. Ameghiniana, 4 (2): 52-56. Buenos Aires.

- Archangelsky, S., 1965.

Dos nuevas localidades con plantas fósiles del Baqueroense (Cretácico Inf.) de la Provincia de Santa Cruz. Rev. Mus. La Plata, (N.S.) Pal., 4: 247-257. La Plata.

- Archangelsky, S., 1966.

New Gymnosperms from the Ticó flora, Santa Cruz province, Argentina. Bull. British Museum (Nat. Hist.) Geology, 13 (5): 261-295. Londres.

- Archangelsky, S., 1967.

Estudio de la Formación Baqueró, Cretácico Inferior de Santa Cruz, Argentina. Rev. Mus. La Plata (N.S.) Pal., 5: 63-171. La Plata.

- Archangelsky, S., 1967.

Notas sobre la flora fósil de la zona de Ticó, provincia de Santa Cruz. 8. Seis especies del género Sphenopteris. Ameghiniana, 5 (4): 149-157. Buenos Aires.

- Archangelsky, S., 1968.

On the genus Tomaxellia (Coniferae) from the Lower Cretaceous of Patagonia (Argentina) and its male and female cones. J. Linn. Soc. (Bot.), 61 (384): 153-165. Londres.

- Archangelsky, S., 1970.

Fundamentos de Paleobotánica. UNLP. Fac. Cs. Nat. y Museo. Serie

Técnica y Didáctica Nº 110. p.p. 347. La Plata.

- Archangelsky, S., 1976.

Vegetales fósiles de la Formación Springhill, Cretácico, en el Subsuelo de la Cuenca Magallánica, Chile. Ameghiniana, 13 (2): 141-158. Buenos Aires.

- Archangelsky, S., 1977.

Balmeiopsis, nuevo nombre genérico para el palinomorfo Inaperturopollenites limbatus Balme, 1957. Ameghiniana, 14 (1-4): 122-126. Buenos Aires.

- Archangelsky, S., 1988.

Gamerroites, nuevo género de polen bisacado del Cretácico de Patagonia, Argentina. Bol. Asoc. Latinoam. Paleobot. Palinol., 11: 1-6. Buenos Aires.

- Archangelsky, S. y Baldoni, A., 1972.

Revisión de las Bennettitales de la Formación Baqueró (Cretácico Inferior), provincia de Santa Cruz. I. Hojas. Rev. Museo de La Plata (N.S.) Sec. Paleontol., 7 (44): 195-265. La Plata.

- Archangelsky, S. y Baldoni, A., 1972.

Notas sobre la flora fósil de la zona de Ticó, provincia de Santa Cruz. X. Dos nuevas especies de Pseudoctenis (Cycadales). Ameghiniana, 9 (3): 241-257. Buenos Aires.

- Archangelsky, S. y Del Fueyo, G., 1987.

Sobre una Podocarpaceae fértil del Cretácico Inferior de la provincia de Santa Cruz, Argentina. Actas VII Simposio Arg. Paleobot. Palinol.: 85-87. Buenos Aires.

- Archangelsky, S. y Del Fueyo, G., 1989.

Squamastrobis gen n. a fertile podocarp from the early Cretaceous of Patagonia, Argentina. Rev. Palaeobot. Palynol., 59 (1-4): 109-126. Amsterdam.

- Archangelsky, S. y Gamero, J.C., 1966.

Estudio palinológico de la Formación Baqueró (Cretácico), provincia de Santa Cruz. II. Ameghiniana, 4 (6): 201-209. Buenos Aires.

- Archangelsky, S. y Gamero, J.C., 1966.

Estudio palinológico de la Formación Baqueró (Cretácico),

- provincia de Santa Cruz. III. Ameghiniana, 4 (7): 229-236. Buenos Aires.
- Archangelsky, S. y Gamero, J.C., 1967.
Spore and pollen types of the Lower Cretaceous in Patagonia (Argentina). Rev. Palaeobot. Palynol., 1: 211-217. Amsterdam.
 - Archangelsky, S. y Gamero, J.C., 1967.
Pollen grains found in Coniferous cones from the Lower Cretaceous of Patagonia (Argentina). Rev. Palaeobot. Palynol., 5: 179-182. Amsterdam.
 - Archangelsky, S. y Petriella, B., 1971.
Notas sobre la flora fósil de Ticó, Provincia de Santa Cruz. IX. Nuevos datos acerca de la morfología foliar de Mesodescolea plicata Arch. (Cycadales, Stangeriaceae). Bol. Soc. Arg. Bot., 14: 88-94. Buenos Aires.
 - Archangelsky, S. y Taylor, T.N., 1986.
Ultrastructural studies of fossil plant cuticles. II. Tarphyderma gen. n., a Cretaceous conifer from Argentina. Am. J. Bot., 73: 1577-1587. Ohio.
 - Archangelsky, S. y Taylor, T.N., 1991.
Tarphyderma punctatum (Michael) Archang. & Taylor, comb. nov., an early Cretaceous conifer. Taxon, 40 (2): 319-320.
 - Archangelsky, S. y Taylor, T.N., 1993.
The ultrastructure of in situ Clavatispollenites pollen from the early Cretaceous of Patagonia. Amer. J. Bot., 80 (8): 879-885. Ohio.
 - Archangelsky, S., Taylor, T.N. y Kurmann, M.H., 1986.
Ultrastructural studies of fossil plant cuticles: Ticoa harrisii from the early Cretaceous of Argentina. Bot. J. Linn. Soc., 92: 101-116. Londres.
 - Archangelsky, S. y Villar de Seoane, L., 1989.
Ultraestructura de dos nuevas megasporas cretácicas de Santa Cruz, Argentina. Bol. Asoc. Latinoam. Paleobot. Palin., 12: 13-25. Buenos Aires.
 - Archangelsky, S. y Villar de Seoane, L., 1990.
Morfología y estructura de megasporas cretácicas de Patagonia.

República Argentina. Rev. Española de Micropaleontología, 22 (3): 419-450. Madrid.

- Archangelsky, S. y Villar de Seoane, L., 1991.

Notas sobre la flora fósil de la zona de Ticó, provincia de Santa Cruz. XI. Morfología y estructura de tres megasporas. Ameghiniana, 28 (3-4): 353-364. Buenos Aires.

- Archangelsky, S. y Villar de Seoane, L., 1992.

Estudios palinológicos de la Formación Baqueró (Cretácico), provincia de Santa Cruz, Argentina. V. Asoc. Paleontol. Argent. Publ. Espec., 2: 23-27. Buenos Aires.

- Archangelsky, S. y Villar de Seoane, L., 1994.

Estudios palinológicos de la Formación Baqueró (Cretácico), provincia de Santa Cruz, Argentina. VI. Ameghiniana, 31 (1): 41-53. Buenos Aires.

- Archangelsky, S. y Villar de Seoane, L., 1995.

Estudios palinológicos de la Formación Baqueró (Cretácico), provincia de Santa Cruz, Argentina. VII. Ameghiniana, (en prensa).

- Artabe, A.E., 1994.

Estudio al microscopio electrónico de barrido (MEB) de dos Cycadopsidas fósiles de Argentina. Pseudoctenis dentata Archangelsky y Baldoni 1972 y Sueria rectinervis Menéndez 1965. Ameghiniana, 31 (2): 115-124. Buenos Aires.

- Artabe, A.E. y Archangelsky, S., 1992.

Las Cycadales Mesodescolea Archangelsky emend. Archangelsky y Petriella 1971 (Cretácico) y Stangeria Moore (Actual). Ameghiniana, 29 (2): 115-123. Buenos Aires.

- Artabe, A.E., Zamuner, A.B. y Archangelsky, S., 1991.

Estudios cuticulares en Cycadópsidas fósiles. El género Kurtziana Frenguelli 1942. Ameghiniana, 28 (3-4): 365-374. Buenos Aires.

- Baker, E.A., 1982.

Chemistry and morphology of plant epicuticular waxes. En: The Plant Cuticle. Ed.: D.F. Cutler, K.L. Alvin y C.E. Price. p.p. 139-165. Londres.

- Baldoni, A., 1974.

Revisión de las Bennettitales de la Formación Baqueró (Cretácico Inferior), provincia de Santa Cruz. II. Brácteas. Ameghiniana, 11 (4): 328-356. Buenos Aires.

- Baldoni, A., 1979.

Nota sobre Sueria rectinervis Menéndez del Cretácico Inferior de la Formación Baqueró, Provincia de Santa Cruz. Ameghiniana, 14 (1-4): 301-304. Buenos Aires.

- Baldoni, A. y Taylor, T.N., 1982.

The ultrastructure of Trisaccites pollen from the Cretaceous of southern Argentina. Rev. Palaeobot. Palynol., 38: 23-33. Amsterdam.

- Baldoni, A. y Taylor, T.N., 1983.

Plants remains from a New Cretaceous site in Santa Cruz, Argentina. Rev. Palaeobot. Palynol., 39: 301-311. Amsterdam.

- Barron, E.J., Fawcett, P.J., Pollard, D. y Thompson, S., 1994.

Model simulations of Cretaceous climates: the role of geography and carbon dioxide. Palaeoclimates and their Modelling. With special reference to the Mesozoic era. Ed.: J.R.L. Allen, B.J. Hoskins, B.W. Sellwood, R.A. Spicer y P.J. Valdes. The Royal Society. p.p. 99-108. Londres.

- Barthlott, W. y Wollenweker, E., 1981.

Zur Feinstruktur, Chemie und Taxonomischen Signifikanz epicuticularer Wachse und Ähnlicher Sekrete. Tropische und Subtropische Pflanzenwelt, 32: 1-67.

- Beerling, D.J. y Chaloner, W.G., 1994.

Atmospheric CO₂ changes since the last glacial maximum: evidence from the stomatal density record of fossil leaves. Rev. Palaeobotany and Palynology, 81: 11-17. Amsterdam.

- Berry, E.W., 1922.

Contributions to the Paleobotany of Peru, Bolivia and Chile. The Johns Hopkins Univ. Studies in Geology, 4: 1-220. Baltimore.

- Berry, E.W., 1924.

Mesozoic plants from Patagonia. Amer. Journ. Sci. Ser., 5 (7): 473-482.

- Berry, E.W., 1926.
Mesozoic "Gleichenia" from Argentina. Pan. Amer. Geol., 41: 17-21.
- Birks, H.J.B., 1994.
Did Iceland volcanic eruptions influence the post-glacial vegetational history of the British Isles?. Tree, 9 (9): 312-314.
- Boelcke, O., 1986.
Plantas vasculares de la Argentina. Nativas y exóticas. Ed.: Hemisferio Sur. p.p. 369. Buenos Aires.
- Boureau, E. y Doubinger, J., 1975.
Traité de Paléobotanique (Pteridophylla). Ed.: E. Boureau. p.p. 768. París.
- Bower, F.O., 1963.
The ferns (Filicales). Ed.: A.C. Seward. 3 vols. Nueva Delhi.
- Bowring, S.A., Williams, I.S. y Compston, W., 1989.
3.96 Ga gneisses from the Slave province, Northwest Territories, Canada. Geology, 17: 971-975.
- Brongniart, A., 1849.
Tableau des genres de végétaux fossiles considérés sous le point de vue de leur classification botanique et de leur classification géologique. Dictionnaire Universal de Histoire Natural, 13: 1-127. París.
- Capurro, R.H., 1969.
División Pteridophyta. Rev. Museo Arg. de Ciencias Naturales "B. Rivadavia", Extra, N.S., 77: 120-246. Buenos Aires.
- Carmona, C.S. y Ancibor, E., 1995.
Anatomía ecológica foliar de las especies de Acantholippia (Verbenaceae). Bol. Soc. Argent. Bot., 31 (1-2): 3-12. Buenos Aires.
- Christophel, D.C. y Greenwood, D.R., 1989.
Changes in climate and vegetation in Australia during the Tertiary. Rev. Palaeobot. Palynol., 58: 95-109. Amsterdam.
- Collinson, M.E., Van Bergen, P.F., Scott, A.C. y De Leeuw, J.W., 1994.
The oil - generating potential of plants from coal and coal -

- bearing strata through time: a review with new evidence from Carboniferous plants. Geological Society Special Publication, 77: 31-70.
- Cook, R.J.J., Barron, J.C., Papendick, R.I. y Williams III, G.J., 1981.
Impact on agriculture of the Mount St. Helene eruption. Science, 211: 16-22.
- Corner, E.J.H., 1964.
The life of plants. Ed.: Weidenfeld y Nicolson. Londres.
- Coulter, J.M. y Chamberlain, C.J., 1917.
Morphology of Gymnosperms. Chicago Univ. Press. p.p. 466. Chicago.
- Crane, P.D., 1988.
Major clades and relationships in the "higher" gymnosperms. En: Origin and Evolution of Gymnosperm. Ed.: C.B. Beck. Columbia University Press. Nueva York.
- Crepet, W.L., 1974.
Investigations of North American cycadeoids: The reproductive biology of Cycadeoidea. Palaeontographica, B, 148: 144-169. Stuttgart.
- Cross, G.L., 1940.
Development of foliage leaves of Taxodium distichum L. Rich. Amer. J. Bot., 27: 471-482. Ohio.
- Cutler, D.F., 1982.
Cuticular sculpturing and habitat in certain Aloe species (Liliaceae) from Southern Africa. En: The Plant Cuticle. Ed.: D.F. Cutler, K.L. Alvin y C.E. Price. p.p. 425-443. Londres.
- Chamberlain, C.J., 1965.
Gymnosperms. Structure and evolution. Chicago Univ. Press. p.p. 484. Chicago.
- Daghljan, C.P. y Person, C.P., 1977.
The cuticular anatomy of Frenelopsis varians from the Lower Cretaceous of central Texas. Amer. J. Bot., 64: 564-569. Ohio.
- Daker, R., 1968.
A Weichselia-Stiehleria Matoniaceae community within the

Quedlinburg Estuary of Lower Cretaceous age. J. Linn. Soc. (Bot.), 61 (384): 75-85. Londres.

- D'Ambrogio, A., 1986.

Manual de técnicas en Histología Vegetal. Ed. Hemisferio Sur. p.p. 83. Buenos Aires.

- De La Sota, E. y Morbelli, M., 1987.

Schizaeales. Phytomorphology, 37 (4): 365-393.

- De Laubenfels, D.J., 1953.

The external morphology of coniferous leaves. Phytomorphology, 3(1-2): 1-20.

- Delevoryas, T., 1963.

Investigations of North American cycadeoids: cones of Cycadeoidea. Amer. J. Bot., 50: 45-52. Ohio.

- Delevoryas, T., 1965.

Investigations of North American cycadeoids: Microsporangiate structures and phylogenetic implications. Palaeobotanist, 14: 89-93.

- Delevoryas, T., 1968.

Investigations of North American cycadeoids: Structure, ontogeny and phylogenetic considerations of cones of Cycadeoidea. Palaeontographica, B, 121: 121-133. Stuttgart.

- Delevoryas, T., 1968.

Some aspects of cycadeoid evolution. J. Linn. Soc. (Bot.), 61 (384): 137-146. Londres.

- Del Fueyo, G., 1991.

Una nueva Araucariáceae cretácica de Patagonia, Argentina. Ameghiniana, 28 (1-2): 149-161. Buenos Aires.

- Del Fueyo, G., 1992.

Estudio anatómico y ultraestructural de Podocarpáceas actuales y fósiles de la Argentina. Tesis Doctoral.

- Del Fueyo, G., Archangelsky, S. y Taylor, T.N., 1990.

Una nueva Podocarpaceae fértil (Coniferal) del Cretácico Inferior de Patagonia, Argentina. Ameghiniana, 27 (1-2): 63-73. Buenos Aires.

- Dettmann, M.E., 1994.
Cretaceous vegetation: the microfossil record. En: History of the Australian vegetation. Cretaceous to Recent. Ed.: R.S. Hill. Cap. 8: 143-170. Cambridge Univ. Press. Nueva York.
- Douglas, J.G., 1986.
The Cretaceous vegetation and palaeoenvironments of Otway Basin sediments. En: Second South - eastern Australia Oil Exploration Symposium. Ed.: R.C. Glenie. p.p. 233-240. Melbourne: Petroleum Exploration Society of Australia.
- Doyle, J.A., 1978.
Origin of Angiosperms. Ann. Rev. Ecol. Syst., 9: 365-392.
- Edwards, D., Edwards, D.S. y Rayner, R., 1982.
The cuticle of early vascular plants and its evolutionary significance. En: The Plant Cuticle. Ed.: D.F. Cutler, K.L. Alvin y C.E. Price. p.p. 341-361. Londres.
- Eller, B.M., 1979.
Die Strahlungsökologische Bedeutung von Epidermisauflagen. Flora, 168: 146-192.
- Fakhr, M.S., 1977.
Flore Jurassique de l'Iran. Mémoires de la Section des Sciences, 5: 1-178. París.
- Feruglio, E., 1937.
Una nuova Dipteridea del Mesozoico superiore della Patagonia. Bol. Soc. Geol. Italiana, 41: 1-16.
- Feruglio, E., 1937.
Una interesante Filicina de la Patagonia. Bol. Inform. Petr., 14 (151): 5-20.
- Feruglio, E., 1937.
Dos nuevas especies de Hausmannia de la Patagonia. Notas del Museo de La Plata, Paleontol., 9 (2): 125-136. La Plata.
- Feruglio, E., 1951.
Plantas del Mesozoico della Patagonia. Pubblicazioni Dell'Istituto Geologico della Università Di Torino, 1: 35-79. Turín.
- Fink, S., 1991.
Comparative microscopical studies on the patterns of Calcium

- oxalate distribution in the needles of various Conifer species. Bot. Acta, 104: 306-315.
- Florin, R., 1931.
- Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales. Kungl. Sv. Vet. Handl., 10 (1): 1-588. Estocolmo.
- Florin, R., 1933.
- Studien Über die Cycadales des Mesozoikums. Kungl. Sv. Vet. Handl., 12 (5): 1-134. Estocolmo.
- Florin, R., 1951.
- Evolution in Cordaites and Conifers. Acta Horti Bergiani, 15 (11): 285-388.
- Florin, R., 1963.
- The distribution of Conifers and Taxad genera in time and space. Acta Horti. Berg., Band. 20: 121-312.
- Frenguelli, J., 1947.
- El género Cladophlebis y sus representantes en la Argentina. An. Mus. La Plata (N.S.), 2: 1-74. La Plata.
- Gamero, J.C., 1965.
- Morfología del polen de la conífera Trisacocladius tigrensis Archang. de la Formación Baqueró, provincia de Santa Cruz. Ameghiniana, 4 (1): 31-38. Buenos Aires.
- Gamero, J.C., 1965.
- Morfología del polen de Apterocladus lanceolatus Archang. (Coniferae) de la Formación Baqueró, provincia de Santa Cruz. Ameghiniana, 4 (4): 133-138. Buenos Aires.
- Gamero, J.C., 1975.
- Megasporas del Cretácico de Patagonia I. Ultraarquitectura de la pared megasporal en Hughesisporites patagonicus Archang. y Horstisporites feruglioi Archang. Ameghiniana, 12 (1): 97-108. Buenos Aires.
- Giddy, C., 1984.
- Cycads of South Africa. Ed.: C. Struik Publishers. p.p. 112. Singapur.
- Gillespie, W.M. y Pfefferkorn, H.W., 1986.
- Taeniopterid lamina on Phasmatocycas megasporophylls (Cycadales)

from the Lower Permian of Kansas. Rev. Palaeobot. Palynol., 49: 99-116. Amsterdam.

- Graham, L.E., 1993.

Origin of Land Plants. Ed.: J. Wiley & Sons. p.p. 287. Nueva York.

- Gray, J., 1985.

The microfossil record of early land plants: advances in understanding of early terrestrialization, 1970-1984. En: Evolution and Environment in the Late Silurian and Early Devonian. Eds.: W.G. Chaloner y J.D. Lawson. Phil. Trans. Roy. Soc. London B 309: 167-195. Londres.

- Hallam, N.D., 1982.

Fine structure of the leaf cuticle and the origin of leaf waxes. En: The Plant Cuticle. Ed.: D.F. Cutler, K.L. Alvin y C.E. Price. p.p. 197-213. Londres.

- Halle, T.G., 1913.

Some mesozoic plant - bearing deposits in Patagonia and Tierra del Fuego and their floras. K. svenska Vetensk Akad. Handl., 51 (3): 1-58. Estocolmo.

- Halle, T.G., 1913.

The Mesozoic Flora of Graham Land, in Nordenskjöld, O. Wiss. Ergeb. Schwed. Sudapolar. Exp., 1901-03.3 (14): 1-123.

- Harris, T.M., 1941.

Caytonathus, the microsporophyll of Caytonia. Ann. Bot., 5: 47-58. Londres.

- Harris, T.M., 1964.

The Yorkshire Jurassic Flora. II. Caytoniales, Cycadales and Pteridosperms. Ed.: British Museum (Nat. Hist.). p.p. 191. Londres.

- Harris, T.M., 1969.

The Yorkshire Jurassic Flora III. Bennettitales. Br. Mus. (Nat. Hist.), 675: 186 p.p. Londres.

- Hechem, J.J. y Homovc, J.F., 1988.

Las relaciones entre la Formación Baqueró y Laguna Palacios en el Nesocratón del Deseado, Pcia. de Santa Cruz. Rev. Asoc. Geol.

Arg., 42: 244-254. Buenos Aires.

- Herbst, R., 1960.

Descripción de ejemplares fértiles de Hausmannia (Protorhipis) papilio Feruglio, procedentes de los estratos de Baqueró (Santa Cruz). Acta Geológica Lilloana, 3: 227-232. Tucumán.

- Herbst, R., 1962.

Sobre las especies de Gleichenites de los sedimentos baqueroenses de Santa Cruz, Patagonia. Ameghiniana, 2 (8): 141-148. Buenos Aires.

- Herbst, R., 1966.

Nuevos elementos de la flora fósil de la Formación Baqueró, Santa Cruz, Patagonia. Acta Geológica Lilloana, 8: 75-86. Tucumán.

- Herbst, R., 1971.

Palaeophytologia Kurtziana III. 7. Revisión de las especies argentinas del género Cladophlebis. Ameghiniana, 8 (3-4): 265-281. Buenos Aires.

- Herbst, R., 1978.

Revisión de las especies austrolásicas de Cladophlebis (Bgt.). Facena, 2: 3-28. Brasil.

- Hickey, L., 1974.

Clasificación de la arquitectura de las hojas de dicotiledoneas. Bol. de la Soc. Arg. de Bot., 16 (1-2): 1-150. Buenos Aires.

- Holloway, P.J., 1982.

Structure and histochemistry of plant cuticular membranes: an overview. En: The Plant Cuticle. Ed.: D.F. Cutler, K.L. Alvin y C.E. Price. p.p. 1-31. Londres.

- Holloway, P.J., 1982.

The chemical constitution of plant cutins. En: The Plant Cuticle. Ed.: D.F. Cutler, K.L. Alvin y C.E. Price. p.p. 45-85. Londres.

- Ihlenfeldt, H.D. y Hartmann, H.E.K., 1982.

Leaf surfaces in Mesembryanthemaceae. En: The Plant Cuticle. Ed.: D.F. Cutler, K.L. Alvin y C.E. Price. p.p. 397-423. Londres.

- Johnson, M.A., 1943.

Foliar development in Zamia. Amer. J. Bot., 30: 366-378. Ohio.

- Jones, D.L., 1993.
Cycads of the world. Ancient plants in today's landscape. p.p. 312. Smithsonian Institution Press. Washington.
- Kausik, S.B. y Bhattacharya, S.S., 1977.
Comparative foliar anatomy of selected Gymnosperms: leaf structure in relation to leaf form in Coniferales and Taxales. Phytomorphology, 27 (2): 146-160.
- Kerp, H., 1990.
The study of fossil Gymnosperms by means of cuticular analysis. Palaaios, 5: 548-569.
- Kilpper, K., 1968.
Einige Bennettiteen - Blätter aus dem Lias von Karmozd - Zirab (N - Iran). J. Linn. Soc. (Bot.), 61 (384): 129-135. Londres.
- Kramer, K.U. y Green, P.S., 1990.
The families and genera of vascular plants. Vol. I. Pteridophytes and Gymnosperms. Ed. Springer - Verlag. Nueva York.
- Krassilov, V.A., 1969.
Approach to the classification of Mesozoic "Ginkgoalean" plants from Siberia. The Palaeobotanist, 18: 12-19. Lucknow.
- Krassilov, V.A., 1976.
Bennettitalean stomata. The Palaeobotanist, 25: 179-182. Lucknow.
- Krussmann, G., 1985.
Manual of Cultivated Conifers. Ed.: Hans - Dieter Warda. p.p. 361. Oregon.
- Lee, C.L., 1952.
The anatomy and ontogeny of the leaf of Dacrydium taxoides. Am. J. Bot., 39: 393-398. Ohio.
- Lindley, J., 1951.
Glosología o de los Términos usados en Botánica. Fundación Miguel Lillo, 15: 1-123. Tucumán.
- Long, A.G., 1979.
Observations on the Lower Carboniferous genus Pitus Witham. Transactions of the Royal Society of Edinburgh, 70: 327-336. Edimburgo.

- Long, A.G., 1987.

Observations on Eristophyton Zalesky, Lyginorachis waltonii Calder and Cladoxylon edromense sp. nov. from the Lower Carboniferous Cementstone Group of Scotland. Transactions of the Royal Society of Edinburgh, 78: 73-84. Edimburgo.

- Lunblad, B. 1955.

Contributions to the Geological History of the Hepaticae. II. On a fossil member of the Marchantiaceae from the Mesozoic plant-bearing deposits near Lago San Martín, Patagonia (Lower Cretaceous). Bot. Not., 108: 22-39.

- Lyshede, O.B., 1978.

Studies on outer epidermal cell walls with microchannels in a xerophytic species. New Phytologist, 80: 421-426.

- Lyshede, O.B., 1982.

Structure of the outer epidermal wall in xerophytes. En: The Plant Cuticle. Ed.: D.F. Cutler, K.L. Alvin y C.E. Price. p.p. 87-97. Londres.

- Mamay, S.H., 1976.

Paleozoic origin of the Cycads. U.S. Geol. Surv. Prof. Paper, 934: 1-48.

- Mapes, G., 1985.

Megaloxylon in the midcontinent of the North America. Botanical Gazette, 146: 157-167.

- Menéndez, C.A., 1957.

Flórula Jurásica del Bajo de los Baguales en Plaza Huincul, Neuquén. Acta Geológica Lilloana, 1: 315-338. Tucumán.

- Menéndez, C.A., 1965.

Sueria rectinervis n. gen. et sp. de la flora fósil de Ticó, provincia de Santa Cruz. Ameghiniana, 4 (3): 75-83. Buenos Aires.

- Menéndez, C.A., 1966.

Fossil Bennettitales from the Ticó flora, Santa Cruz province, Argentina. Bull. British Museum (N.H.) Geology, 12 (1): 1-42. Londres.

- Metcalfe, C.R. y Chalk, L., 1950.

Anatomy of the Dicotyledons. Ed.: Claredon Press. 2 vols. Oxford.

- Meyer - Berthaud, B., 1989.
First gymnosperm fructifications with trilete prepollen.
Palaeontographica B, 211: 87-112. Stuttgart.
- Napp-Zinn, K., 1966.
Anatomie des Blattes. I. Blattanatomie der Gymnospermen. Handbuck
der Pflanzenanatomie. 2nd. Edn. Berlín.
- O'Brien, T.P. y Mc Culley, M.E., 1981.
The study of plant structure, principles and selected methods.
Termercarphi Pty. Ltd. Melbourne.
- Oliver, F.W. y Scott, D.H., 1904.
On the structure of the Paleozoic seed Lagenostoma lomaxi, with a
statement of the evidence upon which it is referred to
Lyginodendron. Philosophical Transactions of the Royal Society of
Edinburgh, 197 (B): 193-247. Edimburgo.
- Page, C.N., 1990.
Coniferophytina. (Conifers and Ginkgoids). En: The families and
genera of vascular plants, Vol. 1. Ed.: K. Kubitzki. Springer -
Verlag. Berlín.
- Palmer, A.R., 1983.
The decade of North American Geology (DNAG) 1983 geologic time
scale. Geology, 11: 503-504.
- Pant, F.L.S. y Nautiyal, D.D., 1963.
Cuticle and epidermis of recent Cycadales. Leaves, sporangia and
seeds. Senckenbergiana biologica, 44 (4): 257-348. Frankfurt.
- Pant, F.L.S. y Verma, B.K., 1974.
Taxonomy of the genus Ephedra. Significance of stem and leaf
epidermis and cuticle. Bot. J. Linn. Soc., 69: 287-308. Londres.
- Parodi, A., 1987.
Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Revisado y
ampliado por M.J. Dimitri. Ed.: Acme. 2 vols. Buenos Aires.
- Potonié, H., 1899.
Lehrbuck der Pflanzenpaleontologie mit besondere Rücksicht auf
die Bedürfnisse des Geologen. p.p. 170-175, 230-233. Dümmer,
Berlín.

- Romero, E.J. y Archangelsky, S., 1986.

Early Cretaceous angiosperm leaves from Southern South America. Science, 234: 1580-1582.

- Seddon, G., 1974.

Xerophytes, xeromorphs and sclerophylls: the history of some concepts in ecology. Biol. J. Linn. Soc., 6 (1): 65-87. Londres.

- Seward, A.C., 1919.

Jurassic plants from Chinese Dzungaria. Mém. Com. Géol. St. Pétersb. (n.s.), 75: 1-61.

- Shields, L.M., 1950.

Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. Bot. Rev., 16: 399-447.

- Sincock, C.A. y Watson, J., 1988.

Terminology used in the description of bennettitalean cuticle characters. Bot. J. Linn. Soc., 97: 179-187. Londres.

- Sitte, P. y Rennier, R., 1963.

Untersuchungen an cuticularen Zellwandschichten. Planta, 60: 19-40.

- Spicer, R.A., 1990.

Reconstructing High - latitude Cretaceous Vegetation and Climate: Arctic and Antarctic compared. En: Antarctic Paleobiology. Its role in the reconstruction of Gondwana. Ed.: T.N. Taylor y E.L. Taylor. Springer - Verlag, p.p. 261. Nueva York.

- Spicer, R.A., Rees, P.A. y Chapman, J.L., 1994.

Cretaceous phytogeography and climate signals. Palaeoclimates and their Modelling. With special reference to the Mesozoic era. Ed.: J.R.L. Allen, B.J. Hoskins, B.W. Sellwood, R.A. Spicer and P.J. Valdes. The Royal Society. p.p. 69-78. Londres.

- Sporne, K.R., 1965.

The morphology of Gymnosperms. The structure and evolution of primitive seed - plants. Hutchinson Univ. Library, p.p. 216. Londres.

- Spurr, A.R., 1969.

A low - viscosity epoxy embedding medium for electron microscopy. J. Ultrastruct. Res., 26:31.

- Stevenson, D.W., (Ed.), 1990.
The biology, structure and Systematics of the Cycadales.
Memoirs of the New York Botanical Garden, 57. p.p. 210. Nueva York.
- Stevenson, J. y Artabe, A., 1995.
Fossil and extant cycads: a cladistic analysis. Abstracts of Annual Meeting of the Botanical Society of America. Amer. J. Bot., 82 (6): 82-83. Ohio.
- Stewart, W.N. y Rothwell, G.W., 1993.
Paleobotany and the evolution of plants. 2a. Ed.: Cambridge University Press. p.p. 522. Nueva York.
- Stipanovic, P.N. y Reig, O.A., 1955.
Breve noticia sobre el hallazgo de Anuros en el denominado "Complejo Porfírico de la Patagonia Extraandina" con consideraciones acerca de la composición geológica del mismo. Rev. Asoc. Geol. Arg., 10: 215-233. Buenos Aires.
- Stipanovic, P.N. y Reig, O.A., 1957.
El "Complejo Porfírico de la Patagonia Extraandina" y su fauna de Anuros. Acta Geol. Lilloana, 1: 185-297. Tucumán.
- Stockey, R.A., 1994.
Mesozoic Araucariaceae: Morphology and Systematic Relationships. Journal of Plant Research, 107: 493-502.
- Stockey, R.A. y Taylor, T.N., 1981.
Scanning electron microscopy of epidermal patterns and cuticular structure in the genus Agathis. Scanning electron microscopy, 3: 207-212.
- Strittmatter, C.G. Dizzeo de, 1973.
Nueva técnica de diafanización. Bol. Soc. Arg. Bot., 15 (1): 126-129. Buenos Aires.
- Takhtajan, A.L., 1963.
Osnovy Paleontologii. Acad. Sci. URSS, 15. Moscú.
- Taylor, T.N. y Archangelsky, S., 1985.
The Cretaceous Pteridosperms Ruffordia and Katlenia and implications on cupule and carpel evolution. Amer. J. Bot., 72 (12): 1842-1853. Ohio.

- Taylor, T.N. y Taylor, E.L., 1993.

The Biology and Evolution of Fossil Plants. Ed.: Prentice Hall. p.p. 982. Nueva Jersey.

- Taylor, T.N., Zavada, M.S. y Archangelsky, S., 1987.

The ultrastructure of Cyclusphaera psilata from the Cretaceous of Argentina. Grana, 26: 74-80.

- Taylor, W.A. y Taylor, T.N., 1988.

Ultrastructural analysis of selected Cretaceous megaspores from Argentina. J. Micropalaeontol., 7 (1): 73-87.

- Taylor, W.A., Taylor, T.N. y Archangelsky, S., 1989.

Comparative ultrastructure of fossil and living Gymnosperm cuticles. Rev. Palaeobot. Palynol., 59: 145-151. Amsterdam.

- Tegelaar, E.W., Kerp, H., Visscher, H., Scheuck, P.A. y de Leeuw, J.W., 1991.

Bias of the paleobotanical record as a consequence of variations in the chemical composition of higher vascular plant cuticles. Paleobiology, 17 (2): 133-144.

- Thomas, B.A. y Masarati, D.L., 1982.

Cuticular and epidermal studies in fossil and living lycophytes. En: The Plant Cuticle. Ed.: D.F. Cutler, K.L. Alvin y C.E. Price. p.p. 363-377. Londres.

- Thomas, H.H., 1925.

The Caytoniales, a new group of angiospermous plants from the Jurassic rocks of Yorkshire. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, 213: 299-363. Londres.

- Tidwell, W.D. y Ash, S.R., 1994.

A review of selected Triassic to Early Cretaceous ferns. J. Plant Res., 107: 417-442. Tokio.

- Traverse, A., 1988.

Paleopalynology. Unwin Hyman. p.p. 600. Boston.

- Traverso, N.E., 1968.

Brachyphyllum baqueroense. Otra nueva conífera de la Formación Baqueró, Cretácico de Santa Cruz. Ameghiniana, 5 (10): 374-378. Buenos Aires.

- Tryon, A.F. y Lugardon B., 1991.
Spores of the Pteridophyta. Ed.: Springer - Verlag. p.p. 648. Nueva York.
- Tryon, R.M. y Tryon, A.F., 1982.
Ferns and allied plants. Ed.: Springer - Verlag. p.p. 700. Nueva York.
- Tyson, R.U., 1995.
Sedimentary organic matter. Ed.: Chapman & Hall. p.p. 615. Londres.
- Upchurch, G.R. y Doyle, J.A., 1981.
Paleoecology of the conifers Erenelopsis and Pseudofrenelopsis (Cheirolepidiaceae) from the Cretaceous Potomac Group of Maryland and Virginia. En: Geobotany II. Ed.: R.C. Romas. p.p. 167-202. Plenum Publ.
- Van Cotthem, W.R.J., 1970.
A classification of stomatal types. Bot. J. Linn. Soc., 63: 235-246. Londres.
- Van Cotthem, W.R.J., 1973.
Stomatal types and systematics. En: Phylogeny and Classification of the ferns. Ed.: Jermy, Crakke and Thomas. p.p. 59-71.
- Van der Voo, R., 1993.
Paleomagnetism of the Atlantic, Tethys and Iapetus Oceans. Cambridge Univ. Press. p.p. 411. Nueva York.
- Villar de Seoane, L., 1988.
Nota sobre una curiosa momificación del Cretácico Inferior de la provincia de Santa Cruz. Bol. Asoc. Latinoam. Paleobot. Palinol., 11: 20-22. Buenos Aires.
- Villar de Seoane, L., 1995.
Estudio cuticular de nuevas Bennettitales eocretácicas de Santa Cruz, Argentina. Actas del VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, (en prensa).
- Villar de Seoane, L., 1995.
Estudio morfológico de helechos fértiles hallados en la Formación Baqueró (Cretácico), Provincia de Santa Cruz, Argentina. Rev. Española de Paleontología (en prensa).

- Volkheimer, W. y Sepúlveda, E., 1976.

Biostratigraphische Bedeutung und microfloristische Assoziation von Cyclusphaera psilata n. sp., einer Leitform aus der Unterbreide des Neuquen - Beckens (Argentinien). N. Jahrb. Palaeontol. Mh., 2: 97-108.

- Watson, J. y Sincock, C.A., 1992.

Bennettitales of the English Wealden. Palaeontographical Society. p.p. 228. Londres.

- Willmer, C.M., 1986.

Los estomas. Ed.: Librería Agropecuaria S.A. p.p. 192. Buenos Aires.

- Wolfe, J.A., 1990.

Paleobotanical evidence for a marked temperature increase following the Cretaceous/Tertiary boundary. Nature, 343: 153-156.

- Wolfe, J.A. y Upchurch, G.R. Jr., 1987.

Leaf assemblages across the Cretaceous - Tertiary boundary in the Raton Basin, New Mexico and Colorado. Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A., 84: 5096-5100.

- Zavada, M.S. y Crepet, W.L., 1986.

Pollen wall structure of Caytonanthus. Plnt. Syst. Evol., 153: 259-264.